


OTTO HARRASSOWITZ


MBL/WHOI
0 0301 0016513 4



LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN HISTOLOGIE

DER

TIERE.

VON

Dr. KARL CAMILLO SCHNEIDER,
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT WIEN.

MIT 691 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1902.



Herrn Prof. Dr. Berthold Hatschek,

dem genialen Zoologen,

in Verehrung und Dankbarkeit gewidmet.



Vorwort.

Dies Buch entstand auf Anregung Herrn Prof. B. Hatschek's hin in Anschluss an ein histologisches Praktikum, das seit 1897 im 2. Zoologischen Institute zu Wien abgehalten wird. Ursprünglich war ein Leitfaden für die praktischen Uebungen, ähnlich dem zootomischen Praktikum von Hatschek & Cori, geplant. Doch regte die Abfassung des Buches zu weitgehenden Eigenuntersuchungen an, da für eine vergleichende Behandlung des umfangreichen Stoffes die unentbehrlichen Fundamente erst vielfach geschaffen werden mussten. Die vorliegenden Einzeluntersuchungen geben so verschiedenartigen Auffassungen auf allen Gebieten Ausdruck, dass ein sicheres Urteil überall nur durch selbständige Forschung erworben werden konnte. Dabei wuchs aber das Material weit über den gesteckten Rahmen hinaus an und der Plan änderte sich dahin, in einem speziellen Teile alle Hauptgruppen an typischen Vertretern eingehend zu behandeln und in einem allgemeinen Teile die wichtigsten Ergebnisse, unter Darlegung der leitenden Gesichtspunkte, vergleichend zusammenzustellen.

Vollständig ist dieser Plan nicht durchgeführt worden. Eine Anzahl von Gruppen, so vor allem die gesamten Tunicaten, ferner die Trematoden, Acanthocephalen, Rotatorien, Sipunculoiden, Cephalopoden, Myriapoden, Arachnoiden, Scyphomedusen, Ophiuroiden, Echinoiden, Bryozoen, Brachiopoden, typischen Pisces, Reptilien und Aves wurden gar nicht oder so gut wie gar nicht im spez. Teile berücksichtigt. Auch die Bearbeitung der übrigen Typen erreicht bei weitem nicht die erwünschte Vollständigkeit. Folgendes ist Ursache dafür. Die von mir angestrebte eigene Durcharbeitung des gesamten Stoffes konnte in den fünf Jahren, die ich dem Buche bis jetzt gewidmet habe, selbstverständlich nicht abgeschlossen werden; zur Beendigung des Werkes nötigten mich aber äussere Verhältnisse. So lange ein Forscher, um leben zu können, auf den jetzt üblichen Assistentengehalt angewiesen ist, wird er nicht im stande sein eine grössere Arbeit so völlig ausreifen zu lassen, als es in Hinsicht auf den Stoff wünschenswert wäre. Auch die Durcharbeitung der Literatur ist aus dem gleichen Grunde

eine unzureichende geblieben. In erster Linie entspringen meine Anschauungen den eigenen Untersuchungen, während das Studium der Literatur vorwiegend zur Kontrolle diente. Wo ich mich in Abhängigkeit von den Quellen befinde, wird man immer Angaben derselben finden; im übrigen ist die Citierung minder konsequent und besonders dann meist unterblieben, wenn meine Beurteilung des Befunds von der früher gegebenen abwich. Ich gestehe offen, dass ich darin einen Mangel des Buches sehe, dem abzuhelfen aber viel Zeit gekostet hätte, die ich lieber zu Eigenuntersuchungen verwendete. Dass mir die vorliegenden Arbeiten nicht unbekannt geblieben sind, geht aus dem Literaturverzeichnis des spez. Teils hervor. Sollte eine zweite Auflage des Buches sich als nötig erweisen, so wird es auch mein Hauptbestreben sein, der Literatur volle Würdigung zu Teil werden zu lassen. Für jeden freundlichen Hinweis auf Verstösse in dieser Richtung werde ich aufrichtig dankbar sein. Doch gilt es als Prinzip in diesem Buche, dass nur die meiner Ansicht nach positiven Angaben volle Berücksichtigung finden; Kritik verfehlter Deutungen soll durchaus vermieden und auf irrtümliche Befunde, die nicht zu übergehen sind, nur kurz hingewiesen werden.

Vom allg. Teil ist die Unvollständigkeit des Kapitels Organologie hervorzuheben. Der Ueberblick über die homologen (potentiell vergleichbaren) Organsysteme sollte eigentlich nur Einleitung zu einer genauen Darstellung der analogen (funktionell vergleichbaren, siehe S. 9) Organe sein. Diese würde den spez. Teil wesentlich entlastet haben; sie hätte jedoch noch zahlreiche Nachuntersuchungen notwendig gemacht, so dass davon Abstand genommen werden musste. Auch dieser Mangel, sowie die Lücken des spez. Teils, sollen bei einer eventuellen Neuauflage möglichst beseitigt werden.

Während so in mehrfacher Hinsicht das Material nicht genügend erschöpft wurde, dürfte vielen in anderer Hinsicht der Rahmen einer vergleichenden Histologie überschritten erscheinen. Im Kapitel Architektonik des allg. Teils werden die verschiedenen Organisationspläne der Metazoengruppen besprochen und zum Schlusse wird ein System entworfen, das für die Gliederung des spez. Teils maassgebend ist. Diese systematischen Erörterungen liegen scheinbar ausserhalb des Rahmens der vergleichenden Histologie — aber doch nur scheinbar! Ueberflüssig wären sie, wenn sie sich nicht organisch dem Stoffe eingliederten; aber sie entspringen den Uebersichten des spez. Teils und erscheinen als Zusammenfassung derselben, ebensogut wie die Kapitel Cytologie und Organologie den Einzelschilderungen entspringen und ihre Resultate zusammenfassen. Histologie wird in diesem Buche nicht ausschliesslich als mikroskopische Anatomie, sondern bei scharfer Fassung des Begriffes (siehe die Uebersicht zu Anfang des Buches) in weiterem Sinne verstanden. Gewebe sind Verbände gleichartiger

Zellen (z. B. Nerven-, Muskelgewebe); die Lehre von den Geweben hat sich erstens mit deren struktureller Beschaffenheit, zweitens aber auch mit ihren Beziehungen zum Gesamtaufbau des Organismus zu beschäftigen. Die letzteren werden durch Darstellung der einzelnen Organe nicht erschöpft; bei den niederen Metazoen ist überhaupt die Begrenzung von Organen nur in beschränktem Sinne möglich und die Organe selbst sind denen der höheren Tiere nicht direkt vergleichbar, weil sie potentiell oft weit reicher veranlagt sind. Hier muss es als selbstverständlich gelten, den Gesamtaufbau zu berücksichtigen; die vergleichende Histologie hat aber bei der Behandlungsweise des Stoffes von der Betrachtung der niederen Formen, nicht der Wirbeltiere, auszugehen. Sie wird auf diese Weise zum natürlichen Boden der Systematik, indem sie die Entfaltung der Gewebe zu immer reicheren Gesamtbildern, unter Wahrung gleichartiger Grundzüge, lehrt. Die Abtrennung der Pleromaten von den Cölenteriern, also die Zerlegung der Metazoengruppen in zwei Hauptabteilungen, beruht zum grossen Teil auf histologischen Befunden. Wir sehen zwei scharf unterscheidbare Haupttypen des geweblichen Aufbaues, denen auch differente Ontogenesen entsprechen. Die hierauf bezüglichen Thatsachen durften in einem Lehrbuch der vergleichenden Histologie nicht fehlen, wenn dieses nicht eine empfindliche Lücke hätte aufweisen sollen.

Wie die vergleichende Histologie das Verständnis der Organisationen wesentlich fördert, so gewinnt sie auch grossen Wert für die Frage nach der Artentstehung. Die Variate, Mutate und Descensen (siehe S. 242 u. f.) repräsentieren Abänderungen im geweblichen Aufbau, die von sehr verschiedenem Ausmaasse sind. Dass die Zahl der Abänderungsmöglichkeiten jedes Gewebes keine unbeschränkte ist und daher viele Variate und Mutate sich in den verschiedenen Gruppen wiederholen, hat de Vries am schärfsten betont; doch unterschätzt er ohne Zweifel die Grösse, welche einzelne Abänderungsschritte erreichen können, wenn er die Entwicklung des Organismenreiches durch Summierung von Mutaten erklären will.

Nun komme ich zu dem angenehmen Geschäft, manchen Dank sagen zu können. Herrn Prof. Berthold Hatschek, dem ich dies Buch gewidmet habe, danke ich aus vollem Herzen sowohl für den Hinweis auf das Thema, als auch für die Liberalität, durch welche er mir die gründliche Behandlung desselben überhaupt erst ermöglichte, zumeist aber für so vielfache Anregungen, deren jeder einzelnen ich mir gar nicht mehr voll bewusst bin, die aber für die Ausgestaltung meiner Anschauungen von grosser Bedeutung waren. Nicht dass ich sagen wollte, Herr Prof. Hatschek billige die meisten oder überhaupt nur einen grösseren Teil meiner Ansichten; von dieser Anmaassung bin ich weit entfernt; aber die vorliegenden Meinungsverschiedenheiten gehen doch vielfach auf einen Ausgangsgedanken zurück, der

mir von ihm zugetragen und zwischen uns diskutiert wurde. Weiterhin sage ich vielen aufrichtigen Dank meinem Verleger, Herrn Dr. GUSTAV FISCHER, der allen meinen Wünschen in der liebenswürdigsten Weise entgegengekommen ist und eine figurale Ausstattung des umfangreichen Buches bewilligte, die den Lesern wohl willkommen sein dürfte. Die Zeichnungen sind durchweg von den Herren Zeichnern A. KASPER und C. BERGMANN mit grösster Sorgfalt ausgeführt worden; beiden Herren danke ich vielmals für die Mühe, die sie sich damit gegeben haben. Ueber die vorzügliche Herstellung der Clichés durch die ausgezeichnete Firma ANGERER & GÖSCHL in Wien wird wohl nur eine Stimme sein; auch die Buchdruckerei LIPPERT & Co. in Naumburg a. S. hat an Sauberkeit in der Herstellung der Abzüge das höchste geleistet. Herr Dr. H. JOSEPH hatte die Freundlichkeit, während ich 1899 in Messina war, die Herstellung einiger Figuren (CORTI'sches Organ) zu leiten; ich danke ihm auch an dieser Stelle dafür. Schliesslich danke ich noch herzlichst meinem Bruder C. K. SCHNEIDER, der die mühevolle Arbeit des Korrekturenlesens mit mir teilte.

Speziell zum Stoff ist noch folgendes zu bemerken. Zwei Figuren (Trichter von *Hirudo* und Fettkörper von *Periplaneta*) wurden beim Druck vergessen und sind deshalb in einen Nachtrag gekommen. In diesem finden sich auch Ergänzungen zur Darstellung des Zellkerns (siehe allg. Teil, Cytologie, Cyte), die sich nach Abschluss des allg. Teils aus Nachuntersuchung der Nierenzellen der Salamanderlarve, sowie aus Neuuntersuchung der Oogenese im Säugerovarium, ergaben. In Hinsicht auf zwei neuerdings erschienene Arbeiten von Dr. H. JOSEPH über einige Zellstrukturen betone ich, dass meine Befunde, soweit sie mit den dort mitgeteilten übereinstimmen, völlig selbständige sind.

Wien, 7. Juni 1902.

20214

Inhaltsverzeichnis.

Allgemeiner Teil.



Uebersicht.

Begriffsumgrenzung.

Die Histologie ist die Lehre vom geweblichen Aufbau der Tiere. Unter einem Gewebe verstehen wir hier alle Zellen eines Tieres, welchen die gleiche, besondere Funktion obliegt.[1]) Die Histologie beschäftigt sich also mit den Zellen, soweit diese in Verbänden vorkommen. Ihr Untersuchungsgebiet sind die Metazoen, welche allein Gewebe besitzen und deshalb auch Histozoen genannt werden können. Die Protozoen kommen für den Histologen nicht in Betracht, da sie solitäre Zellen repräsentieren; in den koloniebildenden Protozoen sehen wir Vorstufen der Metazoen, die jedoch auch unberücksichtigt bleiben können, weil alle Zellen der Kolonien gleichartig sind und derart nur ein, in seltenen Fällen (viele Flagellaten) zwei, Gewebe repräsentieren. Dagegen stimmen in Hinsicht auf die grosse Zahl der den Organismus aufbauenden Gewebe alle Metazoen im wesentlichen überein. Wir unterscheiden überall ein Deckgewebe, Nährgewebe, Nervengewebe, Drüsengewebe, Bindegewebe, Muskelgewebe und Genitalgewebe; gewöhnlich auch ein Nierengewebe. Alle diese Gewebe bestehen aus spezifischen Zellen, deren Bau erkannt sein muss, wenn die Funktion des Gewebes richtig gedeutet werden soll. Die Histologie ist daher in erster Linie morphologische Cytologie.

Die Zellen sind im Metazoon nicht nach Geweben, sondern nach Organen angeordnet. Die Zusammenfassung der Zellen zu Geweben hat nur begrifflichen Wert; die morphologischen und funktionellen Einheiten, zu welchen sich Summen von Zellen verbinden, sind die Organe. Der Begriff des Organs ist ein überaus weiter. Er umfasst relativ einfache Gebilde, an deren Bau nur wenige Zellen teilzunehmen brauchen, kompliziertere Gebilde und umfangreiche Körperteile, die wieder aus zahlreichen Organen der ersteren Art bestehen. Wir bezeichnen die Organeinheit als Elementarorgan; ein solches Elementarorgan ist z. B. ein Epithel. Kompliziertere Gebilde, an deren Aufbau mehrere Elementarorgane teilnehmen, heissen Organe schlechthin; z. B. Blutgefässe, Nerven der Wirbeltiere u. a. Die umfangreicheren Gebilde sind als architektonische Organe oder als Organsysteme zu bezeichnen. Zu den Elementarorganen gehören alle Zellkomplexe von selbständiger Begrenzung und Funktion. Sie können von einer oder mehreren Zellarten, also unter Beteiligung eines

[1]) Vielfach werden auch Elementarorgane, wie Epithelien, als Gewebe bezeichnet, obgleich sie aus verschiedenen Zellarten bestehen. Der Begriff Epithel deckt sich auch dann nicht mit Gewebe, wenn das Epithel allein von einer Zellart gebildet wird; denn Epithel ist ein rein formaler Begriff, Gewebe wird aber in Hinsicht auf die qualitative Beschaffenheit angewendet.

oder mehrerer Gewebe, gebildet werden; es kann auch ein einzelnes Gewebe ganz in einem Organe aufgehen oder das Organ ein Absonderungsprodukt einer Zellart sein. Beispiele der ersten Art von Elementarorganen sind das Endothel von Gefässen, das Tapetum vieler Augen; der zweiten Art das Epiderm und Enteroderm; der dritten Art das Nierenepithel; der vierten Art die Molluskenschale. Beispiele von Organen wurden schon erwähnt; architektonische Organe sind z. B. die Haut. der Darm, die Niere, das Herz u. s. w. Je nach der phylogenetischen Entwicklungsstufe der Tiere erscheinen die architektonischen Organe mehr oder minder reich zusammengesetzt. Verfolgen wir z. B. den Darm seiner phylogenetischen Entwicklung nach von den Vertebraten bis zur Hydra, so sehen wir dasselbe architektonische Organ, das im ersteren Falle von einer grossen Zahl von Elementarorganen und Organen gebildet wird, im letzteren Falle durch ein einziges Elementarorgan, das Entoderm, dargestellt, das ausserdem, seiner prospektiven phylogenetischen Bedeutung nach, zugleich eine grosse Menge von anderen Organen, selbst von architektonischen Organen, repräsentiert. Ein scharfer Unterschied zwischen den Organarten ist demnach nicht zu machen. Die Histologie wird aber, indem sie den Aufbau der Organe in ihr Arbeitsgebiet einschliesst, zur Organologie oder, wie man es auch bezeichnet, zur mikroskopischen Anatomie.

Damit ist jedoch das Arbeitsgebiet der Histologie, wie sie in diesem Buche vorgetragen wird, noch nicht vollständig umgrenzt. Die einzelnen architektonischen Organe stehen immer unter einander in innigem Zusammenhang, der sich daraus erklärt, dass einzelne Gewebe, wie das Nerven- und Bindegewebe, vorwiegend zur Vermittlung solchen Zusammenhanges Verwendung finden. Vor allem das Nervengewebe ist der morphologische Ausdruck der einheitlichen Organisation der Tiere, und gerade dort, wo in Hinsicht auf viele andere Organe die Zersplitterung der Gewebe eine sehr bedeutende ist, erscheint die Einheitlichkeit in der Bildung eines nervösen Centrums um so schärfer ausgeprägt. Das beste Beispiel in dieser Hinsicht liefern die Arthropoden, die äusserlich oft in eine Fülle verschiedenartiger Anhänge aufgelöst erscheinen, und innerlich doch von einem Punkte aus regiert werden. Die Einheitlichkeit wird durch die phylogenetische und ontogenetische Entwicklung der betreffenden Tierform verständlich. Jedes Metazoon ist im ganzen vergleichbar einem Protozoon, bei dem die Frage nach dem organologischen und architektonischen Aufbau von selbst entfällt. Bei einfachen Formen, wie es die Cnidarier z. B. sind, leuchtet ohne weiteres ein, dass hier der Histologe sich auch mit der Verbindung der Organe untereinander, also mit dem gesamten Organismus, zu befassen hat, wenn er die einzelnen Gewebe studiert, da fast jedes Gewebe über den ganzen Körper ausgedehnt ist. Dagegen erscheint es bei den hoch differenzierten Tieren mit scharfer Lokalisierung vieler Gewebe überflüssig, nach dem Gesamtbau zu fragen, und in der That ist auch das Arbeitsgebiet der menschlichen Histologie auf das gewebliche Studium der Organe beschränkt. Die vergleichende Histologie kann keine Grenze zwischen hoch und nieder organisierten Tieren machen. Sie muss bei ersteren, wie bei letzteren, nach den Zusammenhängen fragen, um die Bedeutung der Gewebe voll würdigen zu können und wird daher auch zur Lehre von der Architektonik der Tiere.

Soweit aber auch das Arbeitsgebiet der Histologie abgesteckt wird, immer berücksichtigt es nur Formen, niemals Funktionen. Auch die Veränderungen an den Formen, wie sie durch die Funktionen bedingt werden, finden nur insoweit Berücksichtigung, als sie das Verständnis vom Baue fördern. Dasselbe gilt vom chemischen Aufbau. Aber auch die Formen fallen nur insoweit ins Arbeitsgebiet der Histologie, als sie durch den geweblichen Aufbau bedingt erscheinen. Die mannigfaltige Gestaltung einzelner Organe oder der ganzen Tiere, die sich als Ausfluss der Artveranlagung darstellt, interessiert den vergleichenden Histologen nur dann, wenn sie eine neue Kombination oder Differenzierung der Gewebe zeigt. Wir können daher die Aufgabe der Histologie knapp dahin formulieren, dass wir sagen: die Histologie forscht nach der Morphologie der Organismen, soweit sie sich auf den geweblichen Aufbau begründet.

Nach der gegebenen Definition erscheint die Histologie als Grundlage der Systematik. Nur durch genaues Studium des geweblichen Aufbaues der Tiere wird die Schaffung eines natürlichen Systems ermöglicht. Organe lassen sich mit Sicherheit innerhalb mehrerer Formengruppen nur dann vergleichen, wenn wir wissen, aus welchen Elementen sie in letzter Instanz bestehen. Da die Entwicklungsgeschichte im gleichen Sinne forscht, so berührt sie sich unausgesetzt mit der Histologie und muss daher hier in ihren Hauptzügen ebensowohl erörtert werden, wie die Hauptzüge der Architektonik. Wir beginnen mit den letzteren.

Körperachsen. Radiärsymmetrie.

Hauptzüge der Architektonik. Jedes Tier zeigt eine bestimmte Form, die in Hinsicht auf die präzise Beschreibung einer Analyse bedarf. Alle Metazoen lassen eine Hauptachse des Körpers unterscheiden, die an beiden Enden ungleichwertig (polar) differenziert ist. Nicht in allen Gruppen sind die Hauptachsen dieselben. Eine primäre Hauptachse kommt den niederen Metazoen, den Spongien, Ctenophoren und Cnidariern, zu und ist ferner an allen Metazoen während der ersten Entwicklungsperiode nachweisbar. Sie verbindet den apicalen Pol mit dem prostomalen, welch letzterer die Stelle kennzeichnet, an der die Einstülpung des Entoderms an der Blastula, die Gastrulation, erfolgt (siehe unten), während der erstere opponiert liegt. Man nennt an der Larve den apikalen Pol auch den animalen, den prostomalen auch den vegetativen, in Hinsicht auf die prospektive Bedeutung der hier gelegenen Zellen. Quer zur Hauptachse lässt sich durch einen Schnitt eine verschiedene Zahl von Nebenachsen legen, deren Anordnung eine radiäre Symmetrie bedingt. Sind alle Nebenachsen gleich beschaffen, so redet man von vielstrahliger Radiärsymmetrie, wie sie z. B. den Spongien zukommt. Zweistrahlig symmetrisch sind die Ctenophoren gebaut. Zwei ungleiche Nebenachsen sind vorhanden, die rechtwinklig zu einander stehen, die Sagittalachse und die Lateralachse. Durch beide und durch die Hauptachse zugleich, lassen sich Symmetrieebenen (Sagittal- und Lateralebene) legen, welche den Körper in vier Antimeren zerlegen, von denen je zwei opponierte völlig, zwei nebeneinander gelegene nur spiegelbildlich gleich sind. Einstrahlige Symmetrie kommt vielen Anthozoen zu. Die sagittale Nebenachse ist hier polar ungleichwertig differenziert; daraus ergiebt sich der Entfall der lateralen Symmetrieebene, da nur die zu Seiten der sagittalen Ebene gelegenen

Antimeren einander spiegelbildlich gleich, die zu Seiten der lateralen Ebene gelegenen aber ungleich sind.

Von Körperflächen sind bei vielstrahlig radiärsymmetrischem Baue nur eine Apikalfläche, eine Peristomalfläche und eine seitliche Hauptfläche, die den ganzen Körper umgiebt, zu unterscheiden. Die letztere gliedert sich bei zweistrahliger Symmetrie in zwei Sagittal- und zwei Seitenflächen; bei einstrahliger Symmetrie in eine Vorder- und Hinterfläche und in zwei Seitenflächen.

Bilateralsymmetrie.

Die bilaterale Symmetrie wird durch das Auftreten einer sekundären Hauptachse bedingt. Sie kommt den höheren Metazoen (Pleromaten und Coelenterien) zu, die deshalb auch als Bilateria oder Heteraxonia den genannten niederen Formen als Radiata oder Protaxonia gegenüberzustellen sind (Hatschek). Die sekundäre Hauptachse entwickelt sich nach der Gastrulation aus der sagittalen Nebenachse. Ursache dafür ist das einseitig sagittale Wachstum des Körpers gegen hinten zu. So entsteht aus der apikalen Fläche die dorsale, aus der peristomalen die ventrale. Dagegen erfolgt kein oder nur ein unbedeutendes Wachstum gegen den apikalen und prostomalen Pol und gegen vorn zu. Am Körper sind nun zu unterscheiden eine dorsale, ventrale und zwei laterale Flächen, ausserdem ein Vorder- und Hinterende, die selten als besondere umfangreiche Flächen imponieren. Die Lateralachse hat sich erhalten, die primäre Hauptachse wird zur Dorsoventralachse. Durch die sekundäre Hauptachse lässt sich, wie bei der einstrahligen Symmetrie durch die Primärachse, nur eine Symmetrieebene legen, welche den Körper in spiegelbildlich gleiche Antimeren teilt; diese geht durch die polar ungleichwertige Dorsoventralachse (Sagittalebene). Die Lateralebene ist zu einer für die Symmetrie belanglosen Transversalebene geworden. Dagegen hat eine frühere Querebene, die durch die neue Hauptachse und die Lateralachse geht, als Frontalebene grosse Bedeutung gewonnen, da sie die ventrale Hälfte des Körpers von der dorsalen trennt.

Segmentierung.

Der Körper ist entweder ungegliedert oder gegliedert. Der letztere Fall tritt nur bei den Bilateraltieren ein und erscheint bedingt durch den Zerfall ursprünglich einheitlicher Bildungen in einzelne Stücke (Segmente, Metameren), die in der Längsrichtung des Körpers aufeinanderfolgen. Die Segmentierung oder Metamerie ist in den einfachen Fällen äusserlich nicht sichtbar und betrifft vorwiegend das Mesoderm (Nemertinen, Echinodermen), greift aber bei den höheren Würmern, Arthropoden und vielen Enterocöliern auf die Haut über. Am schärfsten wird sie gekennzeichnet durch die Entwicklung der Extremitäten. Sind die Metameren gleichartig (meiste Anneliden z. B.), so heisst die Gliederung homonom; sind sie ungleichwertig (Arthropoden z. B.), so heisst sie heteronom.

Die Gliederung des Körpers in transversalem Sinne setzt die Kenntnis der wichtigsten embryologischen Vorgänge voraus.

Hauptzüge der Embryologie. Aus dem befruchteten Ei, an dem oft bereits ein animaler und vegetativer Pol zu unterscheiden, das also in der Richtung der primären Hauptachse polar ungleichwertig differenziert ist, entwickelt sich durch fortschreitende Teilung (Furchung) die Keimblase oder Blastula, die durch den Besitz nur einer epithelartig angeordneten Zellschicht (Blastoderm) und eines inneren Hohlraums (Blastocöl) charakterisiert ist. Das Blasto-

derm ist entweder gleichartig entwickelt und muss dann als Ektoderm[1]) bezeichnet werden, oder es ist am animalen und vegetativen Pole verschieden beschaffen und gliedert sich dann in das am animalen Pole gelegene Ektoderm und in das am vegetativen Pole gelegene Enteroderm. Wir betrachten zuerst die Weiterentwicklung der zweiten Blastulaart, die allen Pleromaten (siehe bei System) zukommt. Das Enteroderm gelangt durch Gastrulation in das Innere der Keimblase, die dergestalt zur Gastrula wird; es geht aus ihm allein das Epithel des Enterons hervor. Die Einstülpungsöffnung wird als Urmund oder Prostoma bezeichnet. Vom Ektoderm spalten sich die Anlagen des Mesoderms ab und gelangen gleichfalls ins Blastocöl; ein weiterer Teil des Ektoderms tritt unter Einsenkung in die Tiefe mit dem Enteroderm in Verbindung und liefert den ektodermalen vorderen und hinteren Teil des Verdauungsrohres. Der oberflächlich verbleibende Rest des Ektoderms wird als Epiderm bezeichnet. Das Mesoderm entwickelt sich zu einem kompakten Füllgewebe (Plerom), in dem entweder allein die Gonade (radiäre Pleromaten = Dyskineten) oder auch die Niere (Plathelminthen) oder auch eine Leibeshöhle (eigentliche Plerocölier) auftritt. Indem sich ein Teil des Pleroms als Ektopleura dem Epiderm, ein anderer als Entopleura dem Enteroderm zuordnet, ergeben sich von architektonischen Organen einerseits die Haut, andererseits der Darm. Zwischen beiden bleibt das sekundäre Plerom, das durch Auftreten der Leibeshöhle (Cölom) einen beträchtlichen Schwund erfährt und bis auf die aus gewissen Muskelzügen bestehende Mesopleura und bis auf das Peritoneum, das ganz fehlen kann, reduziert wird. Das Peritoneum kleidet die Leibeshöhle aus. Es bildet einerseits mit der Ektopleura das parietale, andererseits mit der Entopleura das viscerale Blatt; mit der Mesopleura bildet es die Disseppimente, welche die segmentalen Räume des Cöloms von einander trennen, und die Mesenterien, welche durch paarige Anlage des Cöloms bedingt sind und Ekto- und Entopleura verbinden. Zusammenfassend bezeichnet man Epiderm und parietales Blatt als Ektosoma, Enteroderm und viscerales Blatt als Entosoma.

Wesentlich anders verläuft die Entwicklung der zweiten Blastulaart, welche für die übrigen Metazoen (Cölenterien, siehe bei System) charakteristisch ist. Erst verhältnismässig spät, bei Beginn der Gastrulation, gewinnen die am vegetativen Pole gelegenen Zellen abweichenden Charakter und werden als Entoderm eingestülpt. Auf dem Stadium der zweischichtigen Gastrula verharren die Cnidarier, viele mit gewissen Besonderheiten, worüber bei System näheres nachzulesen ist. Bei den Enterocöliern entsteht an der Gastrula das Mesoderm durch Ausstülpung von paarigen Cölomsäcken (Enterocöl) vom Entoderm aus. Das letztere ist erst nach der Cölombildung als Enteroderm zu bezeichnen, da nur der Rest für die Bildung des Enterons Verwendung findet. Die Verdauungshöhle der Cnidarier, in welcher potentiell auch das Cölom eingeschlossen ist, muss als Urdarmhöhle oder Cölenteron vom Enteron der Enterocölier unterschieden werden. Vom Enteron der Enterocölier entstehen durch Ausstülpung in vielen Fällen noch die Kiementaschen und die Chorda. Dagegen beteiligt

[1]) Die Bezeichnung des Blastoderms, sowie beider Epithelien der Gastrula, als Keimblätter (Ektoblast und Entoblast) wird hier nicht angewendet, da die betreffenden Epithelien in den zwei hier unterschiedenen Hauptgruppen der Metazoen nur sehr beschränkt vergleichbar sind. Es gilt das besonders für den sog. Entoblast.

sich das Ektoderm nicht an der Bildung der inneren Organe. Bei den Enterocöliern haben wir daher, nach Abgabe des Entoderms, das ehemalige Blastoderm als Epiderm zu bezeichnen.[1]) Ein kompaktes Plerom, das vom Ektoderm aus entstünde, fehlt den Enterocöliern durchaus. Muskulatur, Bindegewebe, Gonaden und Nieren gehen hier aus dem Endothel der Cölomsäcke hervor. Es ergeben sich derart auf andere Weise die gleichen Körperschichten: Ektosoma und Entosoma, parietales und viscerales Blatt, Ektopleura und Entopleura. Eine spezifische Mesopleura fehlt ganz. Eine besondere Gliederung des Ektosoma kommt den Chordaten zu. Es werden hier vom parietalen Blatt neben der Chorda besondere paarige Divertikel (Urwirbel, Hatschek) gebildet, welche Stammmuskulatur, Cutis und Achsenskelet liefern und mit Epiderm und Chorda zusammen das vorwiegend dorsal entwickelte Episoma bilden, welches den ventralen Körperteil (Hyposoma) umschliesst.

Homophylie. Homologie. Analogie.

Wir sehen, dass bei beiden verschiedenen Arten der Entwicklungsweise die gleiche Quergliederung des Körpers zu Stande kommt. Während aber innerhalb jeder Gruppe die entsprechend gelegenen Teile einander direkt vergleichbar sind, also z. B. die Ektopleura eines Anneliden der einer Nemertine; frägt es sich, ob dasselbe auch Geltung hat für die entsprechend gelegenen Teile innerhalb beider Gruppen. Vergleichbarkeit von Teilen auf Grund gleicher Abstammung wird gewöhnlich Homologie genannt und auf beide Metazoengruppen, deren völlig gesonderte Stellung bis jetzt nicht scharf betont wurde, ausgedehnt. Wir müssen, um das Wort Homologie im gleichen Umfang verwenden zu können, eine abweichende Fassung des Begriffs einführen. Vergleichbarkeit auf Grund gleicher Abstammung, wie sie nur innerhalb jeder der beiden Metazoengruppen Geltung hat, wird Homophylie genannt. Sie ist Vergleichbarkeit im strengsten Sinne und setzt auch genau die gleiche Lage voraus. Homologie heisst dagegen die Vergleichbarkeit von Teilen auf Grund gleicher prospektiver Veranlagung, gleicher phylogenetischer Entwicklungsfähigkeit des embryonalen Materiales, aus dem sie hervorgingen. Demnach ist das Enteron eines Mollusks dem eines Wirbeltiers homolog, weil das Material der Gastrula, aus dem es hervorgeht, in gleicher Weise, nämlich zur Bildung von Nutrocyten (siehe unten), veranlagt ist; aber nicht homophyl, weil im ersteren Falle das Enteroderm direkt auf die vegetative Eihälfte, im letzteren Falle auf das Entoderm zurückzuführen ist. Diese neue Fassung des Begriffs Homologie erlaubt auch Teile, die nicht an genau entsprechender Stelle entstehen, als einander homolog zu bezeichnen. So ist der dorsale Nervenstreifen der Enteropneusten dem Rückenmark des Amphioxus homolog, aber nicht homophyl; letzteres nicht, weil im phylogenetischen Sinne das Rückenmark eine ventrale Bildung ist; ersteres, weil sowohl der dorsale wie der ventrale Nervenstreifen der Enteropneusten aus dem gleich veranlagten Materiale (Epiderm) hervorgingen. Homolog sind ferner aus dem gleichen Grunde die Kiemen der Anneliden und Mollusken, obgleich die ersteren dorsale, die letzteren ventrale Anhänge sind. Dagegen sind nicht homolog die äusseren Kiemen beider Gruppen mit den Darmkiemen der Würmer und Insekten, oder die Hautlungen der Pulmonaten mit den Darm-

[1]) Für die Cnidarier wird die Bezeichnung Ektoderm beibehalten, da das Körperepithel hier Muskulatur und Bindegewebe, die beide später dem Mesoderm zukommen, liefert.

lungen der Vertebraten, die Niere der Würmer mit den Malpighischen Gefässen der Insekten. Vergleichbarkeit allein auf Grund gleicher Funktion, jedoch bei Entstehung aus prospektiv ungleich veranlagtem Materiale, wie es Haut und Darm vorstellen, wird Analogie genannt. Wir können sie als funktionelle Vergleichbarkeit. mit der erwähnten Einschränkung hinsichtlich der Entstehung, also kurz: als sekundäre funktionelle Vergleichbarkeit der potentiellen Vergleichbarkeit (Homologie), welche meist auch primär funktionelle Vergleichbarkeit ist, es aber nicht zu sein braucht, gegenüberstellen. Die Homophylie ist strengste phylogenetische und örtliche Vergleichbarkeit.

Hauptzüge der Organologie. Ueber die Begriffe Elementarorgan, Organ und Organsystem (architektonisches Organ) siehe pag. 3. Eine andere Einteilung der Organe stützt sich auf die Beurteilung der Funktion in Hinsicht auf die im obigen Abschnitte entwickelten Ansichten über Homologie und Analogie. Wir bezeichnen als homologe Organe jene Organe, die potentiell in allen Tiergruppen, soweit sie überhaupt vorkommen, vergleichbar sind. Es gehören hierher folgende sechs Organsysteme: Haut, Verdauungsorgan, Niere, Gonade, Plerom und Hohlraumsystem. Als Teile dieser Systeme seien erwähnt: Epiderm, Cutis, Hautmuskelschlauch, Achsenskelet, Stammmuskulatur, Hautdrüsen, Darm, Darmdrüsen, Cölom, Gefässsystem u. a. Eine zweite Kategorie von Organen ist nur sekundär funktionell in allen Tiergruppen vergleichbar; wir nennen sie analoge Organe. Es sind das die Respirationsorgane, Cirkulationsorgane, Exkretionsorgane, Lokomotionsorgane, das Nervensystem, die Sinnesorgane und Begattungsorgane.

Zellarten.

Hauptzüge der Cytologie. Die Zellen (Cyten) sind die Bausteine der Organe. Entsprechend den verschiedenen, bereits angeführten Geweben unterscheiden wir folgende Haupttypen von Zellen: Deckzellen (Tektocyten), Nährzellen (Nutrocyten), Drüsenzellen (Adenocyten), Sinneszellen (Aesthocyten), Nervenzellen (Neurocyten), Nierenzellen (Nephrocyten), Fortpflanzungszellen (Propagocyten), Muskelzellen (Myocyten) und Bindezellen (Inocyten). Sehr selbständig erscheinende Typen sind auch die Gliazellen und Nesselzellen (Cnidocyten), von denen die ersteren sich an die Deckzellen, die letzteren an die Drüsenzellen anschliessen. Alle erwähnten Zellarten zeigen ein bestimmtes morphologisches Verhalten, dem eine bestimmte Funktion entspricht. Durch die Zellqualitäten wird die Funktion der Organe bedingt. Aber die Zellen selbst erscheinen wieder in ihren Eigenschaften abhängig von den in ihnen nachweisbaren Strukturen. Diese Strukturen zu erforschen ist eine Hauptaufgabe der Cytologie, da nur auf solche Weise ein tieferes Verständnis der Morphologie und Physiologie der Organismen ermöglicht wird. Alle Vorgänge im Organismus weisen in letzter Instanz auf die Zellstrukturen hin. Da aber gerade die Erforschung des Zellenbaues wegen der Schwierigkeiten der Untersuchung nur langsam fortschreitet, so kann das hier zu gebende Uebersichtsbild nur ein unvollständiges und zum Teil noch unsicher begründetes genannt werden.

Zellbau.

Die Zelle besteht aus dem Protoplasma (kurz Plasma), dessen Bau ein überaus komplizierter ist. Wir unterscheiden zunächst den

Zellleib (Cytosarc, kurz Sarc) und den darin eingelagerten Kern (Nukleus). Beide Teile werden von einem Gerüst (Linom) und einer Zwischensubstanz (Hyalom) gebildet. Das Gerüst besteht aus selbständigen Fäden (Linen), deren Zahl vermutlich für jede Zellart eine bestimmte ist. Sie sind kontraktil, reizleitend, wachsen nur in die Länge und vermehren sich nur durch Querteilung. Die Fäden des Sarc stehen nicht in Zusammenhang mit denen des Kerns, doch ergänzen sich erstere bei der Zellteilung aus den letzteren. Durch Veränderung der Qualitäten nehmen die Fäden den Charakter von Fibrillen an, die einerseits als Stützfibrillen, andererseits als Muskelfibrillen (Myofibrillen), drittens als Nervenfibrillen (Neurofibrillen) dienen. In inniger Beziehung zu den Fäden stehen drei Arten von Körnern (Chondren): die Klebekörner (Desmochondren), welche einen Zusammenhang der Fäden untereinander vermitteln [1]; die Centralkörner (Centrochondren), welche meist nur in der Ein- oder Zweizahl in jeder Zelle und fast immer im Sarc vorkommen und auf die Bewegungen der Fäden von Einfluss erscheinen (kinetische Centren); die Nukleinkörner [2]) (Nukleochondren), welche immer nur im Kern sich finden und mit den hier vorhandenen Fäden zusammen das Mitom bilden. Die Funktion der Nukleochondren scheint in einer Beeinflussung des Hyaloms zu liegen. Von ihnen leitet sich das Paranuklein ab, das den Kernen in Form von Nukleolen zukommt.

Das Hyalom besteht aus Chondren, aus flüssigen Stoffwechselprodukten derselben und aus den gleichfalls flüssigen oder gasförmigen Nährstoffen. Wir bezeichnen die Summe der im Hyalom vorhandenen Chondren als Chondrom und die Flüssigkeit des Hyaloms als Zelllymphe. Im Kern scheinen besondere Chondren des Hyaloms zu fehlen, dagegen ist das Chondrom im Sarc oft stark entwickelt und bedingt durch seine spezifischen Qualitäten in vielen Fällen ausschliesslich den Charakter der Zelle. In den Drüsenzellen finden sich die Sekretkörner (Adenochondren), in den Nierenzellen die Nierenkörner (Nephrochondren). Die Adeno- und Nephrochondren gehen bei der Produktion bestimmter Stoffwechselprodukte zu Grunde und werden mit diesen als Sekrete oder Exkrete ausgestossen. In vielen Zellarten finden sich Chondren, in denen Reservenährstoffe aufgespeichert erscheinen (Speicherkörner, Trophochondren). Es gehören hierhin sicher die Fettkörner, aber sehr wahrscheinlich auch die Nisslschen Körner der Nervenzellen (Neurochondren), die Körner der Muskelzellen (Myochondren), der Ei- und Dotterzellen (Lecithochondren) und viele andere, die weiter unten angeführt werden.

Vermehrung. Die Vermehrung der Zellen geschieht durch die Teilung. Die Teilung stellt einen Zerfall der Zelle in entweder zwei gleichwertige Stücke (Aequationsteilung) oder in zwei ungleichwertige Stücke (Spezifikationsteilung) vor. Während in Hinsicht auf das Hyalom keine besonderen regulatorischen Hilfsmittel für eine präzise Teilung nachweisbar sind, vollzieht sich meist die Teilung des Linoms und Mitoms, unter Vermittlung der Centrochondren, in auffallend regelmässiger Weise (Mitose oder indirekte Kernteilung), seltener weniger regelmässig (Amitose oder direkte Kernteilung).

[1]) Sie sind identisch mit den Mikrosomen M. Heidenhains.

[2]) Die Bezeichnung „Chromatinkörner“ wird in diesem Buche nicht verwendet.

Cytologie.

Deckzelle (Tektocyte).[1])

Lage epithelial, meist mit einseitiger extracytärer, selten mit intracytärer Differenzierung; einfache Funktion der Lage (Stützfunktion, Funktion des Zusammenhalts).

Lage. Deckzellen sind alle jene epithelial gelegenen Zellen, denen allein eine Funktion der Lage zukommt. Sie finden sich vornehmlich in der Umgrenzung des Körpers, ferner an ektodermalen Teilen des Verdauungsrohres (siehe bei Nährzellen), an den Ausführungsgängen der Drüsen, der Niere und der Gonade, soweit deren Epithelzellen nicht drüsig entwickelt sind. Charakteristisch sind sie für das Epiderm, in dem sie die grösste Mannigfaltigkeit ihrer Ausbildung erlangen.

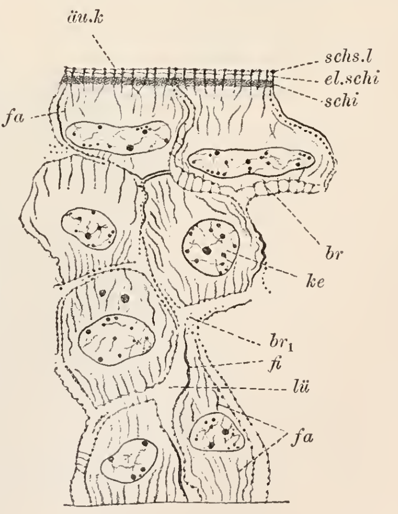


Fig. 1. *Ammocoetes* jung, Epiderm. *ke* Kern, *fa* Sarcfäden, *fi* Stützfibrillen, *br* Brücken, br_1 desgl. quer getroffen, *lü* Intercellularlücke, erweitert, *äu.k* äussere Körner, *schs.l* Schlussleiste, *el.schi* Elementarschicht, *schi* Schicht d. Grenzsaumes.

Form. Nicht ein einziger Charakter ist durchgreifend. In den meisten Fällen entwickeln die Deckzellen eine Oberfläche, mit der sie an die Aussenwelt oder ein Kanallumen anstossen. Ausgenommen sind die intermediär und basal gelegenen Zellen des Epiderms der Vertebraten und Chaetognathen, die ihrer Funktion nach auch als Deckzellen bezeichnet werden müssen (Fig. 1). Wir haben die Grenzflächen der ersteren als Schlussflächen zu bezeichnen (siehe bei Zelle, Abschnitt Teilung). Die übrigen Deckzellen besitzen ausser der Oberfläche auch Seitenflächen und eine Basalfläche, die an das tiefgelegene Gewebe anstösst. Im typischen Falle ist die Deckzelle cylindrisch geformt (Fig. 2 *Lumbricus*). Sie kann sich in einen distalen flächenhaften, deckenden Teil und in einen cylindrischen aufrechten Teil, der wie ein Stiel an jenem ansitzt, gliedern (Fig. 3

[1]) Ueber die Struktur der Kerne siehe im zusammenfassenden Kapitel Zelle.

Aplysilla, Fig. 4 *Hirudo*); sie kann basal und seitlich Fortsätze entwickeln (Fig. 144 *Sycon*); sie kann fadenförmig (Fig. 510 *Anemonia*), platt

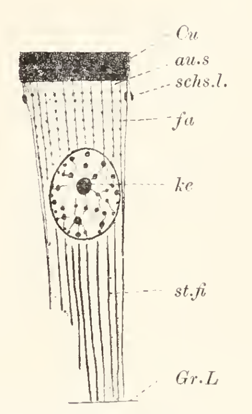


Fig. 2. *Eisenia rosea,* Deckzelle. *Cu* Cuticula, *au.s* Aussensaum, *schs.l* Schlussleiste, *fa* Faden, *ke* Kern, *st.fi* Stützfibrille, *Gr.L* Grenzlamelle.

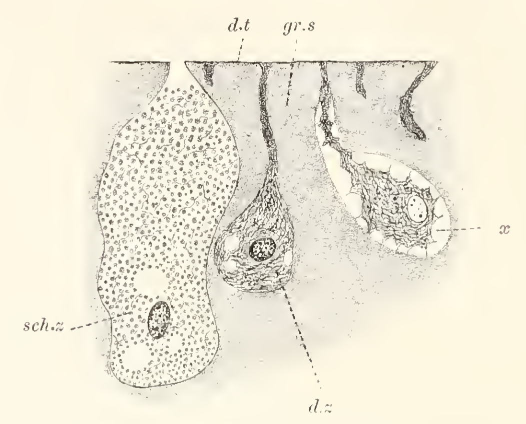


Fig. 3. *Aplysilla sulphurea,* Stück der Dermalzone. *d.z* Deckzelle, *d.t* deckender Teil derselben, *sch.z* Schleimzelle, *gr.s* Grundsubstanz, *x* durch Schrumpfung entstandene Lücken.

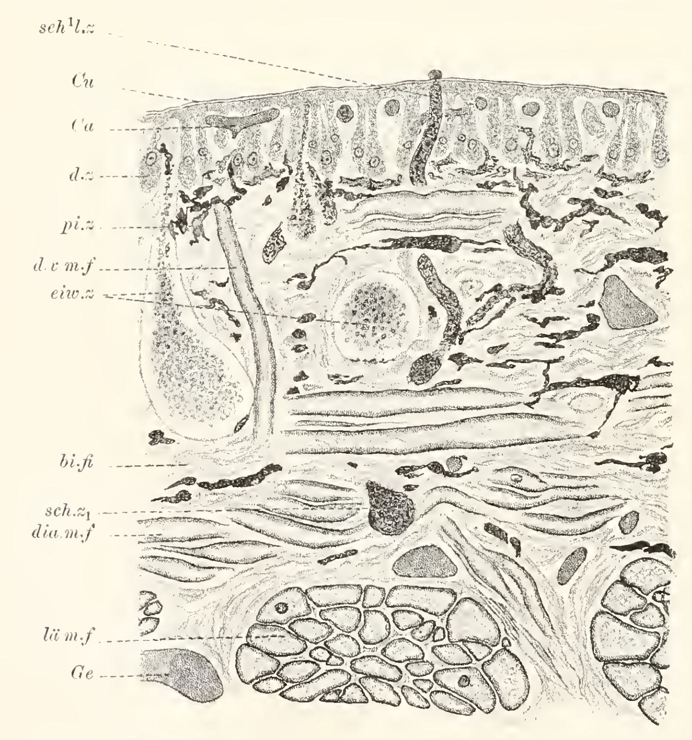


Fig. 4. *Hirudo medicinalis,* Hautschnitt. *Cu* Cuticula, *d.z* Deckzelle, *sch¹l.z* Schleimzelle, *sch z₁* desgl., kolbiges Ende, *eiw.z* Eiweisszellen, *pi.z* Pigmentzelle, *bi.fi* Bindefibrillen, *Ca* Capillare, *Ge* Gefäss, *lä.*, *dia.*, *d.v.m.f* Längs-, Diagonal-, Dorsoventralmuskelfaser (die cirkulären sind nicht bezeichnet).

(Fig. 5 *Amphioxus*), röhrenförmig (Fig. 217 Tracheengangzellen von *Peripatus*) werden.

Verband. Der Verband ist oberflächlich ein inniger (Fig. 6 *Arca*), wohl immer durch Schlussleisten bedingter. Bei den intermediären Zellen des Mammalienepiderms gilt das für alle Flächen, die hier durch den Schlussleisten entsprechende Brückenkörner verbunden werden (Fig. 7 *Felis*). Die Verbindung der Seitenflächen ist bald

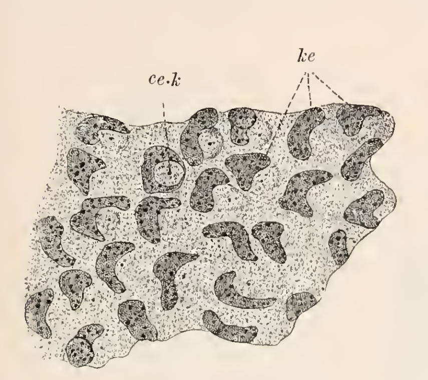


Fig. 5. *Amphioxus lanceolatus*, Epithel der äusseren Atriumwand. *kc* Kerne, *ce.k* Centralkörner, innerhalb von Sphären.

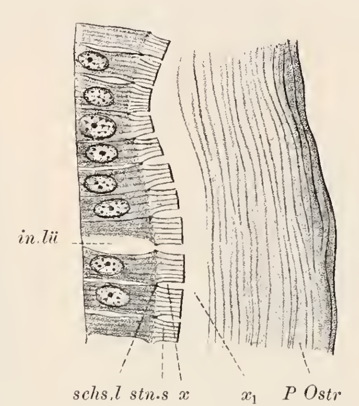


Fig. 6. *Arca noae*, Bildungszellen des Periostracums *in.lü* Intercellularlücken, *stn.s* Stäbchensaum, *x* Lücken dazwischen, x_1 Schrumpfungslücke, *schs.l* Schlussleiste, *P.Ostr* Periostracum.

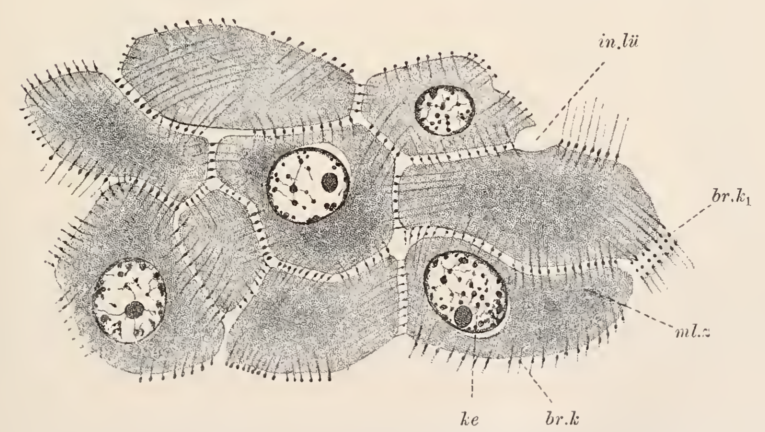


Fig. 7. *Felis domestica*, Mittellage des Epiderms von der Fusssohle. *ml.z* Mittelzellen, *ke* Kern derselben, *in.lü* Intercellularlücken, *br.k* Brückenkorn, *br.k*$_1$ desgl., eine Reihe Brücken quer angeschnitten.

innig durch primäre Brücken vermittelt, bald vielfach gelöst durch Einlagerung von mesodermalen Elementen (Lymph-, Pigmentzellen) ins Epithel, bald fast völlig aufgehoben durch Einsenkung eines aufrechten Zellteils ins unterliegende Bindegewebe (Fig. 4 *Hirudo*). Die basale Fläche zeigt keine den Zusammenhalt begünstigende Strukturen; vielfach ist dagegen die Oberfläche damit ausgezeichnet, indem sie extra-

cytär die Cuticula entwickelt, die eine einheitliche Decke über dem Epithel bildet.

Sarc. Das Sarc enthält gleichartig beschaffene Fäden und eine gewöhnlich körnchenfreie helle Zwischensubstanz. Die Fäden verlaufen, wo sie mit Sicherheit nachweisbar sind, longitudinal; sie beginnen selbständig an der Zellbasis, umgehen den Kern und enden frei und gleichmässig verteilt an der Oberfläche, falls nicht extracytäre Strukturen hier vorhanden sind, in welche sie sich fortsetzen (Fig. 8 *Astacus*). Bei den intermediären Zellen des Mammalienepiderms

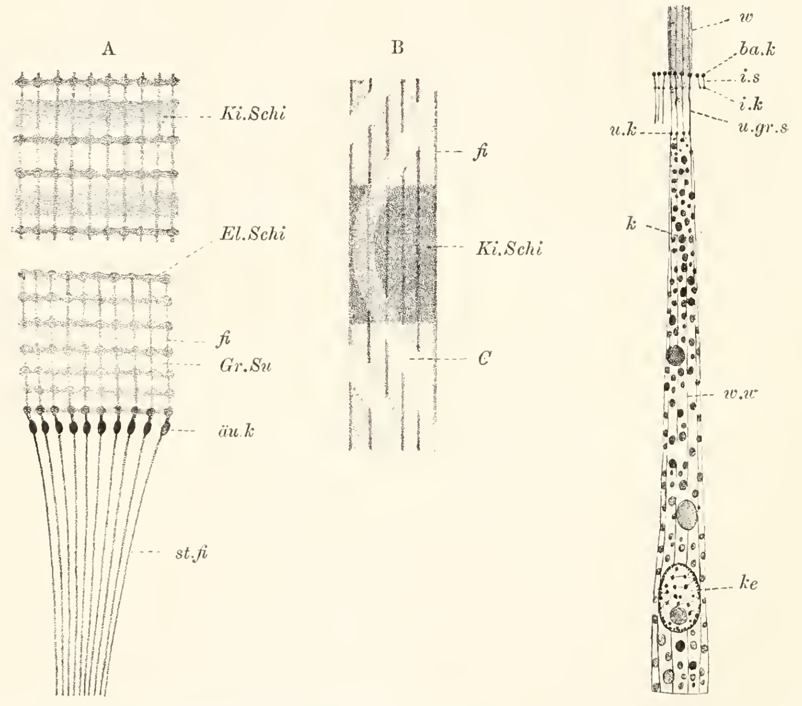


Fig. 8. *Astacus fluviatilis*, Panzer. A distales Ende einer Deckzelle und Zonen der Innenlage und Hauptlage. B Zone der Pigmentlage. *st.fi*, *äu.k* Stützfibrillen und äussere Körner der Deckzelle, *fi* Panzerfibrille, *El.Schi* Elementarschicht, *Ki.Schi* dickere Kittschicht, *Gr.Su* Grundsubstanz, *C* Kanälchen.

Fig. 9. *Beroë ovata*, Polsterzelle (von den Rippen). *w* Wimper, *w.w* Wimperwurzel, *ba.k* Basalkörner, *i.k* innere Körner, *u.k* untere Körner, *i.s* Innensaum, *u.gr.s* unterer Grenzsaum, *ke* Kern, *k* Körner (Trophochondren?)

strahlen sie gegen alle Zellflächen aus und verlaufen bündelweis geordnet in verschiedener Orientierung; ihre Endigung innerhalb der Zelle ist unbekannt (Fig. 7 *Felis*). Unbekannt bleibt ferner das Verhalten des Sarcgerüstes in den Zellen der Trachealröhren; der Spiralfaden dürfte sich vom Gerüst ableiten.

Die Fäden sind entweder im ganzen Verlaufe gleichartig beschaffen (Fig. 9 *Beroë*) oder in verschieden grossem Bereiche als Fibrillen ausgebildet. Im ersteren Falle, der gewöhnlich nur distal vorliegt, lassen sie manchmal Desmochondren unterscheiden, mittelst deren sie untereinander (siehe bei *Lumbricus* im speziellen Teile) durch

kurze Brücken verbunden sein können. In den Fibrillen erscheinen oft zwei oder mehrere Fäden innig verklebt; sie finden sich entweder nur unterhalb des Kerns (Fig. 10 *Planocera*) oder bis fast an die Oberfläche reichend (Fig. 11 *Sigalion*) oder selbst diese erreichend

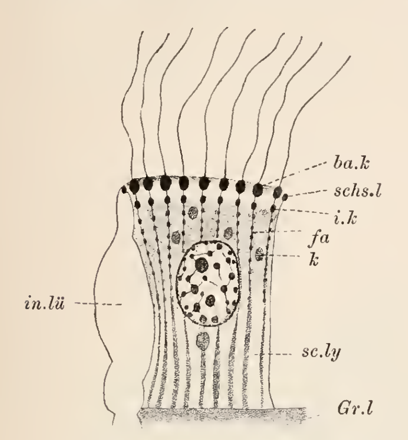


Fig. 10. *Planocera folium*, Deckzelle. *ba.k* Basalkorn, *schs.l* Schlussleiste, *i.k* inneres Korn, *fa* Faden mit Desmochondren, *k* Korn (Trophochonder?), *sc.ly* Sarclymphe, *in.lü* Intercellularlücke, *Gr.L* Grenzlamelle.

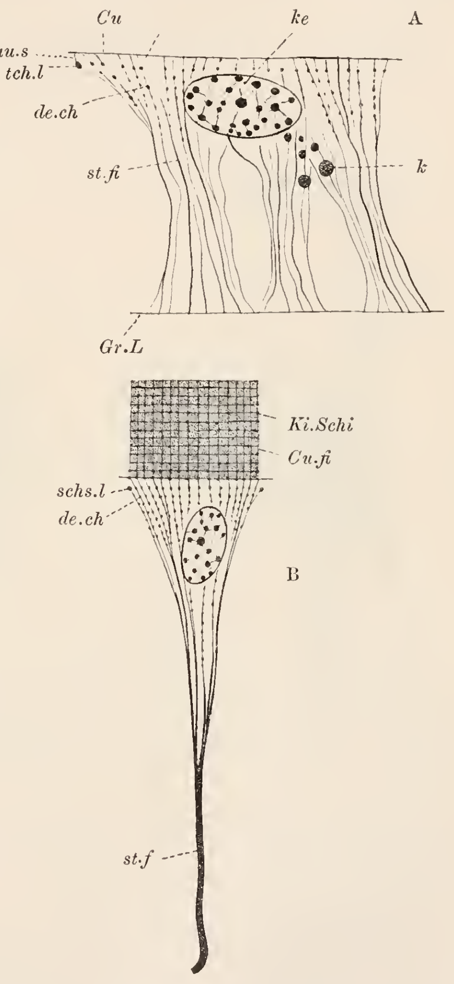


Fig. 11. *Sigalion squamatum*, Deckzelle des Flächenepiderms (A) und des Nervenstreifens (B). *Cu* Cuticula (innere Grenzfläche), *Cu.fi* Cuticularfibrille, *Ki Schi* Kittschicht, *au.s* Aussensaum, *schs.l* Schlussleiste, *de.ch* Desmochondren, *st.fi* Stützfibrille, *k* Korn (Trophochonder?), *st f* Stützfaser, *ke* Kern, *Gr.L* Grenzlamelle.

(Fig. 12 *Branchipus*), immer aber, sei es auch erst extracytär, sich distal in ihre Komponenten auflösend. Die Fibrillen, sei es nun, dass sie einem oder mehreren Fäden entsprechen, sind als Stützfibrillen zu bezeichnen. Sie sind glatt begrenzt, von starrem oder nur leicht gewundenem Verlaufe und schwärzen sich leicht mit Eisenhämatoxylin. Diese Eigenschaften scheinen bedingt durch Entwicklung eines färbbaren Mantels in Umgebung der an sich nicht färbbaren Linen, der sich von den Desmochondren ableiten dürfte. Stützfibrillen treten vor allem auf bei bedeutender Länge der Zelle (Fig. 8 *Astacus*) und wenn die Zelle einem Zuge, entweder durch Muskelansatz an der unterliegenden Grenzlamelle (Fig. 108 *Branchipus*), oder durch Oberflächenspannung im Epiderm (Fig. 7 *Felis*), ausgesetzt ist.

Wenn die Zelle bedeutende Länge gewinnt, ist sie immer faserartig schlank und die Fäden sind, mindestens basal (*Ptychodera*), meist

bis nahe an die Oberfläche (Fig. 191 *Astropecten*), sämtlich fibrillenartig ausgebildet und gewöhnlich untereinander verklebt (Stützfaser, Fig. 11). Nur bei tiefliegendem Kerne dürften einzelne Fäden gesondert den Kern umgreifen, falls dieser nicht direkt an der Stützfaser fixiert ist. Zellen mit ausgebildeter Stützfaser sind als Stützzellen zu bezeichnen. Sie treten vor allem in Beziehung zum Nervensystem auf, wenn dieses epithelial gelegen ist, kommen also

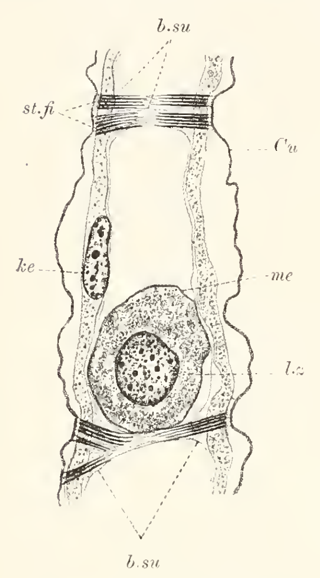


Fig. 12. *Branchipus stagnalis*, Atemplatte. *Cu* Cuticula, *ke* Kern einer Deckzelle, *st.fi* Stützfibrillen derselben, *b.su* Bindesubstanz, *l.z* grosse Lymphzelle, *me* Membran ders.

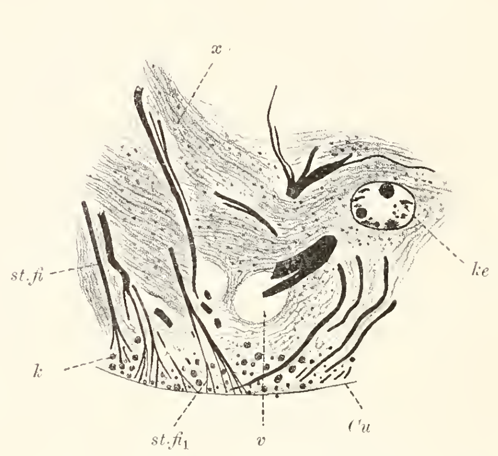


Fig. 13. *Ascaris megalocephala*, Teil eines Anschnitts einer Mundlippe. *ke* Kern, *v* Vacuole, *Cu* innere Grenze der Cuticula, *k* Körner, *st.fi* Stützfibrille, $st.fi_1$ feinste Endäste solcher, *x* fasriges Gewebe zwischen den Stützfibrillen, zu dem die Kerne gehören.

dem Ektoderm der Actinien ganz allgemein, den Nervenstreifen der Echinodermen und Enteropneusten, dem Rückenmark und Gehirn der Euchordaten (sog. Ependymzellen) zu. Von den Stützzellen leiten sich phylogenetisch die Gliazellen ab.

Sehr lange Stützfasern, die zum Teil tangential verlaufen und deren Endigung unbekannt ist, finden sich bei den Nematoden; nur in wenig Fällen ist ihre Zugehörigkeit zu bestimmten Zellen des Epiderms erwiesen (Fig. 13 *Ascaris*).

Mittelst der Desmochondren hängen auch die peripher gestellten Fäden benachbarter Zellen zusammen, indem entsprechend gelegene Körner miteinander verkleben und sich in Brücken ausziehen. Siehe hierüber, sowie über die Bildung von Vakuolen, näheres bei Nährzellen. Die peripher gestellten Fäden erscheinen vielfach inniger untereinander, als mit den übrigen Fäden, verbunden, was eine membranartige Begrenzung der Zellen bedingt; auch diese Art des Zusammenhangs erscheint durch die Desmochondren bewirkt. Besonders deutlich treten die Desmochondren oft, bei Mangel an Wimpern, an der Oberfläche in einschichtiger Lage (äussere Körnerreihe Fig. 8 *Astacus*) hervor und bedingen dann nicht selten die Ausbildung einer dichten

Grenzschicht, die nicht mit einer Cuticula zu verwechseln und als Limitans[1]) zu bezeichnen ist. Sie liegt immer in der Höhe der Schlussleisten, nicht über diesen. Bei Anwesenheit von Wimpern bilden die Basalkörner (siehe unten) eine äussere, oft auch eine benachbarte innere Körnerreihe. Bei *Beroë* findet sich auch eine tiefer gelegene untere Reihe, deren Ableitung fraglich ist (Fig. 9). Zwischen äusserer und innerer Reihe bleibt ein heller Innensaum, der oft zu den Intracellularräumen in deutlicher Beziehung steht und stark erweitert sein kann (siehe im speziellen Teil die Epidermfigur von *Anadonta*). Wenn mehrere Reihen von Desmochondren distal schichtweise verkleben und zwischen den Schichtlinien eine dichte Grundsubstanz auftritt, ist von einem distalen Grenzsaum zu reden (Fig. 1 *Ammocoetes*). Die Verbindung der Fäden kann zur Bildung eines Alveolarsaumes führen.

Die Schlussleisten, welche die Deckzellen an den Seitenrändern der Oberfläche innig verbinden, sind als Reihen von besonders grossen Desmochondren, die den Enden der peripheren Fäden anhaften und sich mit denen der anstossenden Zellen ohne Brückenbildung verbinden, aufzufassen. Manchmal tritt die körnige Struktur deutlich hervor (siehe vor allem bei Nährzellen). Jede Schlussleiste repräsentiert eine Doppelreihe von Körnern; bei Lösung des Zusammenhalts der Zellen ist diese Doppelnatur leicht festzustellen (Fig. 2 *Lumbricus*). Auch die knötchenartigen Anschwellungen der Intercellularbrücken im Epiderm der Amnioten (Fig. 7 *Felis*) sind Doppelbildungen und entsprechen grossen Desmochondren, in denen die Sarcfäden, welche etwas aus der Zelle heraustreten, enden. Schlussleistenkörner und Brückenkörner sind jedenfalls gleicher Entstehung (siehe bei Cyte (Teilung) Näheres).



Fig. 14. Verhornte Zellen der Haarrinde. Nach KÖLLIKER.

Bei den Deckzellen des Tetrapodenepiderms kommt es zur Verhornung (Keratinisierung) und dichten Vereinigung entweder nur der peripher gelegenen (Flächenepiderm) oder sämtlicher Fäden (Haare, Fig. 14), welcher Prozess im einzelnen noch nicht völlig genau studiert ist.

Die Zwischensubstanz (Hyalom) erscheint fast durchwegs hyalin und körnchenfrei (Fig. 2 *Lumbricus*). In manchen Fällen treten kanälchenartige helle Räume zwischen den Fäden hervor, die nach aussen ausmünden können (Turbellarien) und mit den Intercellularlücken oder auch mit Lymphräumen des Bindegewebes (Turbellarien) direkt zusammenhängen und wohl Ansammlungen flüssiger Nährstoffe (Lymphe) im Hyalom vorstellen. Von vorkommenden Körnern sind folgende Arten zu erwähnen. Erstens die Keratohyalinkörner, die bei der Verhornung der Deckzellen des Amniotenepiderms auftreten und zum flüssigen Eleidin verfliessen (Fig. 15 *Felis*), das wieder zum krümligen Pareleidin gerinnt. Zweitens Körner, die nur bei vitaler Färbung hervortreten und ohne abzusterben

[1]) Vielfach wird der Ausdruck „Intima" dafür, z. B. bei den Tracheen, angewendet; da indessen mit Intima sehr verschiedene Dinge bezeichnet werden, so erscheint der in minder mannigfaltigem Sinne gebrauchte Ausdruck Limitans geeigneter.

manche Farbstoffe, z. B. Neutralrot, lange Zeit zurückhalten (siehe spez. Teil: Salamanderlarve). Drittens Pigmentkörner (Chromo-

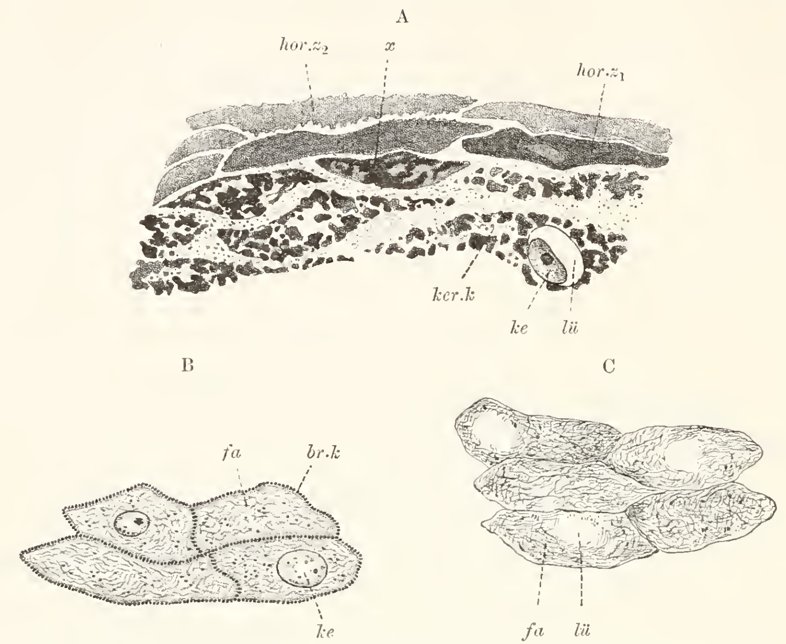


Fig. 15. Partieen aus dem Epiderm. A Stratum granulosum, C Stratum corneum, verdaut, von Homo, vola manus, B Stratum granulosum, Katzenpfote, nach WEIDENREICH. *hor.z*$_1$ Hornzelle des Str. lucidum, *hor.z*$_2$ desgl., Bildung des Eleidins, *ker.k* Keratohyalinkörner, bei *x* sich verflüssigend, *ke* Kern, *lü* Schrumpfungslücke, *fa* Fäden des Sarcs, *br.k* Brückenkörner.

chondren), die, wie es in einzelnen Fällen (siehe Pigmentzellen) sehr wahrscheinlich gemacht wurde, sich aus Körnern der zweiten Art entwickeln; sie kommen besonders reichlich in den Sehorganen vor (Pigmentepithel der Vertebraten, Iris von *Pecten* etc.). Viertens Sekretkörner, die nur in wenigen Fällen, z. B. bei *Hydra* und bei *Beroë* festzustellen sind. Im ersteren Falle handelt es sich um Körner von klebriger Beschaffenheit, die in den meisten Deckzellen nur spärlich,

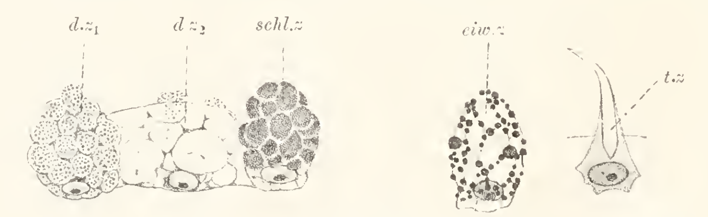


Fig. 16. *Beroë ovata*, Zellen des Flächenepiderms. *d.z*$_1$ drüsige Deckzelle, *d.z*$_2$ desgl., nach Entleerung des Sekretes, *schl.z* Schleimzelle, *eiw.z* Eiweisszelle, *t.z* Tastzelle.

reichlich an der Fussscheibe (Fig. 19) vorkommen. Im zweiten Falle ist die Bedeutung der Sekretkörner, die der Oberfläche des Epithels anhaften bleiben (Fig. 16 *Beroë*), unbekannt. Vereinzelt auftretende

färbbare Körner repräsentieren wohl Trophochondren (Fig. 10 *Planocera*). Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass ektodermale Zellen des Verdauungsrohres auch nutritorisch funktionieren können (nachgewiesen bei *Periplaneta*; siehe Nährzellen).

Die Befunde über Centrochondren sind sehr verschiedene. Den einfachsten Fall zeigen Deckzellen der Ausführungsgänge von Drüsen (z. B. Gallengänge Fig. 17), der Nieren und Gonaden (speziell

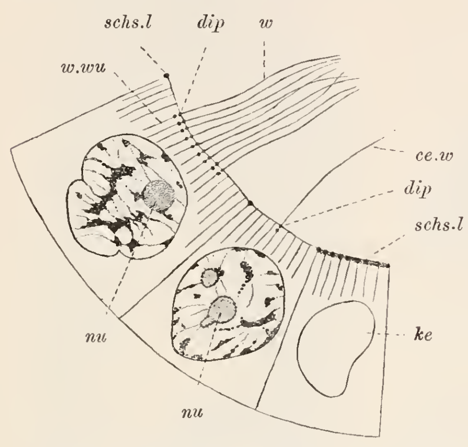


Fig. 17. *Salamandra maculosa*, Gallengangzellen. *ke* Kern, *nu* Nukleolen, zum Teil mit Nukleinrinde, *w* Wimpern, *ce.w* Centralwimper, *dip* Diplochonder, *w.wu* Wimperwurzeln, *schs.l* Schlussleiste.

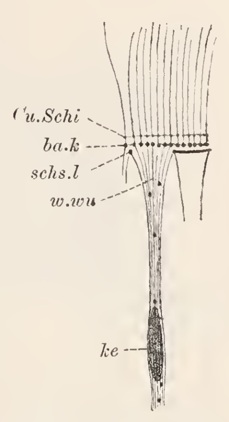


Fig. 18. *Ptychodera clavata*, Deckzelle (ohne basaleu Teil). *ke* Kern, *w.wu* Wimperwurzel, *ba.k* Basalkörner, *Cu.Schi* Cuticularschicht, *schs.l* Schlussleiste.

bei Vertebraten), ferner des Atriums (Peribranchialraumes) von *Amphioxus* (Fig. 5), wo nur eine Wimper (sog. Centralwimper) vorhanden ist und an deren Wurzel ein Diplochonder, dicht unter der Oberfläche gelegen, anhaftet. Man unterscheidet ein äusseres und ein inneres Korn, die von gleicher Grösse sind. Beide Körner kommen auch den in geringer Zahl entwickelten Wimpern an den übrigen Zellen der Gallengänge, an den Zellen der nicht nervös entwickelten Wände der Hirnventrikel bei Vertebraten (Telae chorioideae), und anderorts, zu. Bei den typischen Wimperzellen mit dichtem Wimperbesatz (Fig. 10 *Planocera*, Fig. 18 *Ptychodera*) ist gewöhnlich nur ein einfacher Centrochonder (Basalkorn) vorhanden; wo eine innere Körnerreihe vorkommt (Fig. 9 *Beroë*) sind vielleicht die kleinen Körner derselben als innere Komponenten der Diplochondren aufzufassen. In den wimperlosen Zellen sind kinetische Centren nicht überall nachgewiesen; sie wurden z. B. in den Mittelzellen des geschichteten Corneaepithels bei Vertebraten (Zimmermann) aufgefunden.

Intracytäre Differenzierungen. Allein die Deckzellen der Hydroiden sind hier zu erwähnen, welche an der Zellbasis eine Muskelfaser entwickeln (Fig. 19 *Hydra*). Ein Teil der embryonal gleichartigen Sarcfäden ist zu Myofibrillen differenziert (siehe bei Muskelzellen), die sogar quergestreift sein können (Medusen). Bemerkenswert dabei ist die tangentiale Verlaufsrichtung der Myofibrillen bei aufrechter Verlaufsrichtung der Sarcolinen, wodurch die bifunk-

tionelle Veranlagung der **Deckmuskelzellen** besonders scharf zum Ausdruck kommt. Derartige Zellen erinnern an die polyfunktionell veranlagten Protozoenzellen. Als auffallendes Beispiel sind die Deckmuskelzellen vom *Apolemia*stamme (Fig. 20) anzuführen, deren Sarc

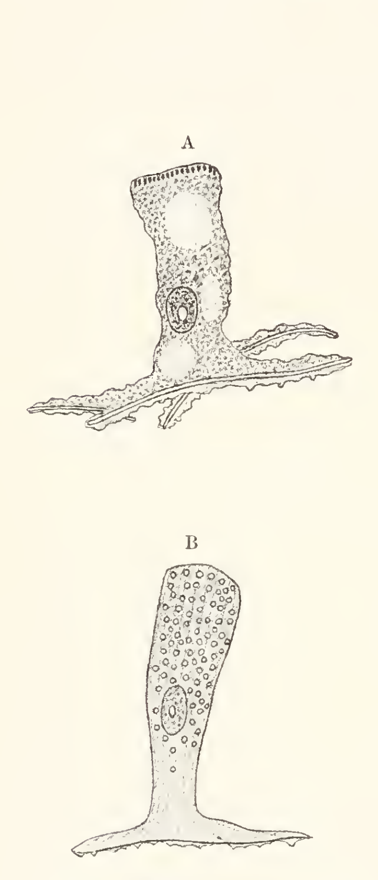


Fig. 19. *Hydra fusca*, Deckmuskelzellen, B von der Fussscheibe mit Sekretkörnern. Eingezeichnet sind in A Vakuolen und distal die körnige Limitans, in B Sarcfäden. Nach K. C. Schneider.

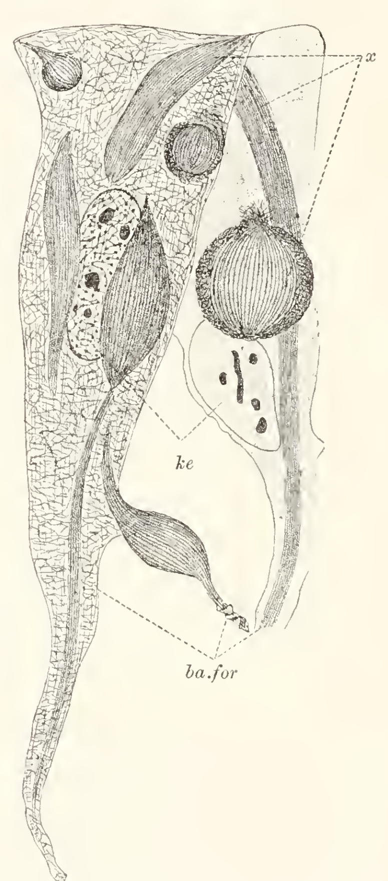


Fig. 20. *Apolemia uvaria*, Deckmuskelzellen des Stammes, nach K. C. Schneider. *ke* Kerne, *ba.for* basale Zellfortsätze, *x* aufsteigende, ins Sarc eingelagerte Muskelfasern. Die Gerüststruktur des Sarcs ist nicht genau dargestellt.

ausser der basalen besonders kräftigen Muskelfaser noch aufrecht gestellte Fasern enthalten kann.

Extracytäre Differenzierungen. Zu erwähnen sind vor allem die Wimpern und die Cuticula. Die Wimpern kommen in der Einzahl (Fig. 17 Gallengang), in geringer Zahl (Fig. 17) oder in Menge vor (Fig. 10 *Planocera*), und sind derart mannigfaltig ausgebildet, dass hier nur wenig Beispiele angeführt werden können. Immer sind die Wimpern Fortsetzungen von Sarcfäden über die Oberfläche der Zelle hinaus; der Sarcfaden in der Zelle ist als Wimperwurzel zu bezeichnen. Die Wimper ist entweder durchgehends gleichartig, als glatter, sich meist leicht schwärzender Faden,

entwickelt (Fig. 17) oder sie zeigt nahe an der Zelle eine leichte Anschwellung (Bulbus), mittelst welcher sie mit den benachbarten Wimpern verbunden sein dürfte. Der zwischen Bulbus und Basalkorn gelegene Abschnitt ist starr und als Fussstück zu bezeichnen; er durchsetzt einen gewöhnlich hellen Aussensaum (Fig. 21 *Cerebratulus*). Die Verbindung der Bulben kann scharf hervortreten, der-

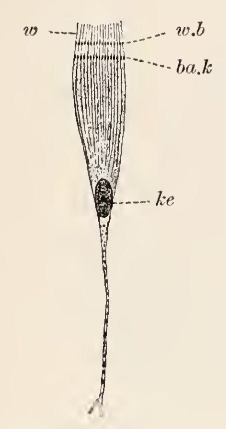


Fig. 21. *Cerebratulus marginatus*, Deckzelle, nach O. BÜRGER. *w* Wimpern, *w.bu* Wimperbulbus, *ba.k* Basalkörner, *ke* Kern.

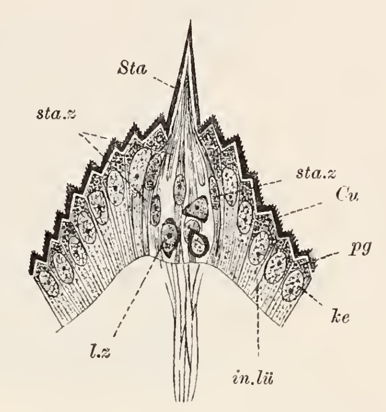


Fig. 22. *Peripatus capensis*, Stachelpapille u. herantretender Nerv. *Sta* Stachel, *sta.z* Stachelzellen, *Cu* Cuticula, *ke* Kern einer Deckzelle, *pg* Pigment derselben, *in.lü* Intercellularlücke, *l.z* Lymphzelle.

art dass überhaupt Bulben nicht mehr zu unterscheiden sind und die Wimpern durch eine flach liegende Membran zusammenhängen; dann ist der Aussensaum durch eine dünne Cuticularschicht begrenzt (Fig. 18 *Ptychodera*). Die Wimpern vieler Zellen können in ganzer Länge verkleben und bilden dann Ruderplättchen (Fig. 9 *Beroë*), deren Elemente von beträchtlicher Länge sind.

Von einer Cuticula (Fig. 22 *Peripatus*) ist zu reden, wenn freie Wimpern fehlen, aber Fortsetzungen der Sarcfäden vorliegen, die in querer Richtung, jenseits eines Aussensaumes, verbunden sind. Alle Cuticulae dürften durch tangentiale[1]) Verklebung longitudinaler Fäden, hier Cuticularfibrillen zu nennen, entstehen. Die Fibrillen sind gerade an den dicksten Cuticulae, am Krebspanzer, an der Molluskenschale, an den Würmerborsten, nicht allein mit Sicherheit nachweisbar, sondern auch als Fortsetzungen von Zellfäden zu erkennen. Ein einfaches Beispiel zeigt Fig. 11 von *Sigalion*. Die hier kurzen Fibrillen sind durch regelmässige Kittschichten verbunden, zwischen denen sich eine etwas hellere Grundsubstanz befindet. Der *Astacus*panzer (Fig. 8) zeigt eine durchbrochene, netzartige Ausbildung der Kittschichten und die Grundsubstanz bald hell, derart, dass die Elementarschichtung deutlich bleibt, bald von dichter Konsistenz, derart, dass mehrere oder viele Elementarschichten zu einer dickeren Schicht verfliessen. An den Kalkstacheln und Schalen der Mollusken (Fig. 23 *Chiton*) scheinen die Fibrillen gleichmässig durch Kittsubstanz verbunden, doch deutet eine gelegentlich nachweisbare Quer-

[1]) Tangential bezeichnet parallel zur Zelloberfläche oder zur gesamten Epithelschicht.

streifung auf Elementarschichtung. Sie fehlt ganz bei den Annelidenborsten (Fig. 24 *Sigalion*), welche mächtige Cuticularbildungen einzelner Zellen vorstellen.

Die netzartige Elementarverbindung der Fibrillen in den Cuticulae dürfte durch die Desmochondren bewirkt werden, worauf auch die

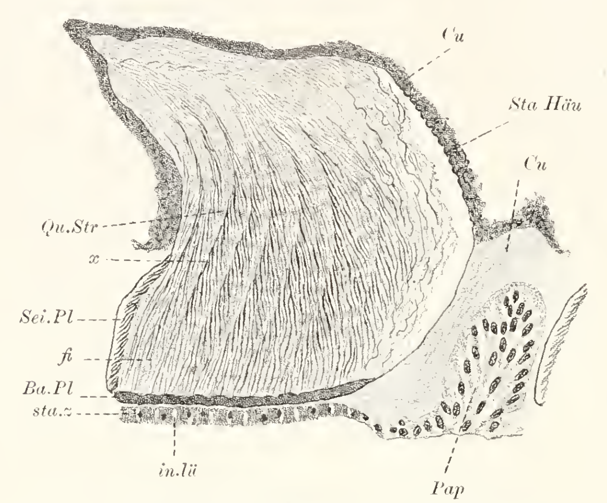


Fig. 23. *Chiton siculus*, Stachel der oberen Gürtelfläche. *sta.z* Stachelzellen, *in.lü* Intercellularlücken *fi* Stachelfibrillen, *x* Schichtlinien, *Qu.Str* Querstreifung, *Sei.Pl* Seitenplatte, *Ba.Pl* Basalplatte, *Sta.Häu* Stachelhäutchen, *Cu* Cuticula, *Pap* Papille.

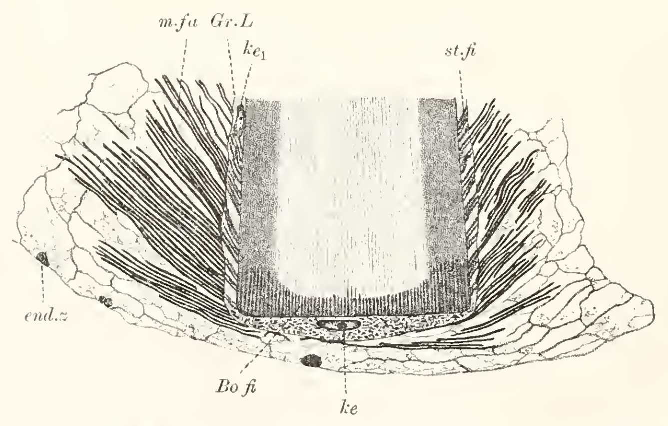


Fig. 24. *Sigalion squamatum*, Kopf einer Stützborste (Acicula). *ke* Kern der Borstenbildungszelle, ke_1 Kern einer Borstenfollikelzelle, *st.fi* Stützfibrillen derselben, *Bo.fi* Borstenfibrillen, *Gr.L* Grenzlamelle, *m.fa* Muskelfaser, *end.z* peritoneale Endothelzelle.

Bildung flach liegender Schichten distal in den Aussenzellen z. B. von *Ammocoetes* (Fig. 1) hinweist. Die Cuticulae sind distale Differenzierungen des Sarcs, die durch Wachstum desselben über die Oberfläche, welche die Schlussleisten markieren, vorgeschoben werden (siehe

im spez. Teil bei *Astacus*panzer). Die Grundsubstanz, die bei Panzer- und Schalenbildungen Träger der Kalksalze ist, geht wahrscheinlich aus dem Hyalom hervor; vorhandene Kanälchen (Fig. 8 *Astacus*; siehe im spez. Teil bei *Ascaris*) deuten auf dauernde Cirkulation der Lymphe in den dicken Cuticulae, die also keineswegs als tot zu bezeichnen sind.

In der Cuticula sind die Grenzen der Deckzellen verwischt und es wird derart eine geschlossene, feste Hülle um den Körper gebildet, die als Insertionsmittel für Teile der Muskulatur dienen kann. Die Muskeln inserieren entweder durch Vermittlung der Deckzellen, welche dann eine strafffibrilläre Struktur aufweisen (Fig. 108 *Branchipus*; allgemein bei Arthropoden), oder direkt (siehe im spez. Teil bei *Anadonta*).

Als spezifische Cuticularbildungen sind noch anzuführen die hohlen Borsten der Arthropoden und der Schmelz der Zähne (Vertebraten).

Die Deckzellen können sich auch an der Bildung der Bindesubstanzen beteiligen. Das gilt ganz allgemein für die Hydroiden, deren Stützlamelle und oft beträchtliche Gallertmassen von den Deckzellen und auch von den Nährzellen stammen. Bei den einfachsten Kalkschwämmen sind die Deckzellen auch Spiculabildner, zeigen also die innigste Verwandtschaft zu den Bindezellen (siehe diese).

Nährzelle (Nutrocyte).

Lage epithelial, Zugehörigkeit meist zum Enteroderm; immer mit extracytärer Differenzierung (Wimpern, Geisseln, Stäbchen), selten mit intracytärer (Muskelfaser); nutritorische Funktion.

Lage. Nährzellen giebt es nur im Verdauungsrohr und hier meist nur im Enteron; als ektodermale Nährzellen dürften die Geisselzellen des Schlundes und der Mesenterialwülste bei Anthozoen, sowie die Cuticularzellen einzelner Vorder-, vielleicht auch Enddarmabschnitte bei Arthropoden, aufzufassen sein. Die Lage ist immer eine echt epitheliale.

Form. Die Form ist durchwegs eine cylindrische, nur die Länge und Dicke schwankt (Fig. 26 *Anemonia*, Fig. 32 *Lumbricus*) (siehe Weiteres bei intracytärer Differenzierung). Eine Oberfläche, Basalfläche und Seitenflächen sind immer zu unterscheiden (siehe bei Deckzellen); ferner trägt die Oberfläche wohl immer als extracytäre Differenzierung Wimpern (Fig. 25 *Anadonta*), Geisseln (Fig. 30 *Echinaster*) oder Stäbchen (Fig. 27 *Ascaris*); nicht selten kommen Kragen vor (Fig. 28 *Amphioxus*). Basal ist bei den Cnidariern fast allgemein eine Muskelfaser als intracytäre Differenzierung entwickelt (Fig. 26).

Verband. Verband durch Schlussleisten fast allgemein, durch seitliche Brücken nicht selten nachweisbar. Intercellulare Lücken meist vorhanden und oft erweitert durch eingewanderte Lymphzellen.

Sarc. Das Sarc besteht aus longitudinal verlaufenden Fäden und einem oft an Körnern reichen Hyalom. Die Fäden sind bei den Nährzellen meist besser als bei anderen Zellformen zu studieren; ein besonders günstiges Objekt sind die Nährzellen des Froschdünndarms (Fig. 29). Die Fäden tragen ziemlich regelmässig verteilte Desmochondren, durch welche brückenartige Querverbindungen intra- und intercellulär vermittelt werden. Innige Verklebung führt bei lokaler Anreicherung der Lymphe zur Bildung von Vakuolenwandungen; ferner bedingt sie das Auftreten von Stützfibrillen (siehe bei Deckzelle). Das letztere Verhalten ergiebt sich mit grosser Sicherheit aus dem

Verfliessen der Desmochondren benachbarter Fäden, wobei die Körner selbst undeutlich werden (siehe in Figur 29 links über dem Kern).

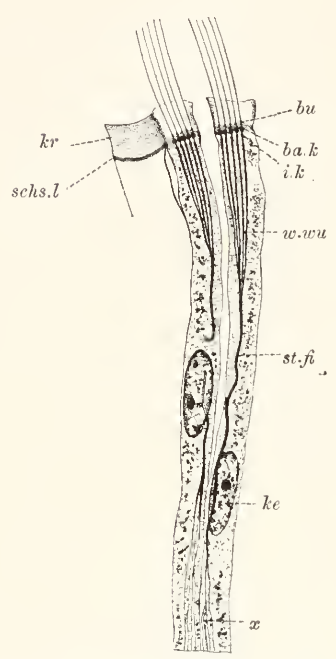


Fig. 25. *Anadonta mutabilis.* Nährzellen. *kr* Kragen, *schs.l* Schlussleiste, *bu* Bulbus, *ba.k* Basalkorn, *i.k* inneres Korn, *w.wu* Wimperwurzel, *st.fi* Stützfibrille, *x* Auflösung derselben basal, *ke* Kern.

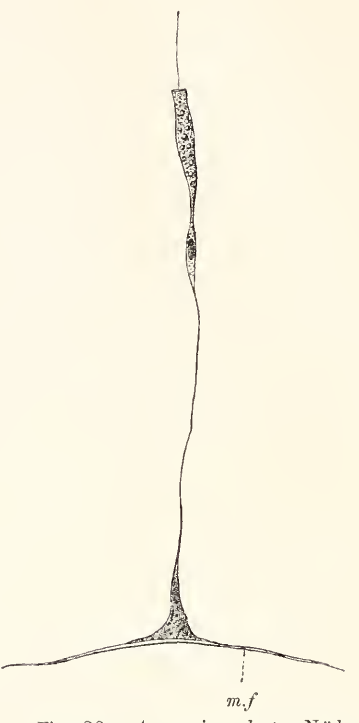


Fig. 26. *Anemonia sulcata,* Nährmuskelzelle von einer Muskelfahne. *m.f* Muskelfaser. Nach Gebr. HERTWIG.

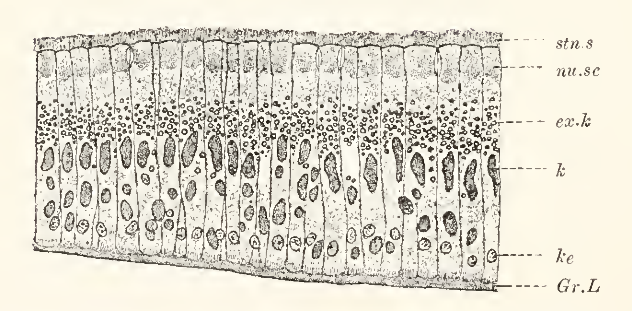


Fig. 27. *Ascaris megalocephala,* Stücke eines Enterodermquerschnitts. *stn.s* Stäbchensaum. *nu.sc* nutritorisches Sarc (?), *ex.k* Exkretkörner, *k* Trophochondren (?), *ke* Kern, *Gr.L* Grenzlamelle.

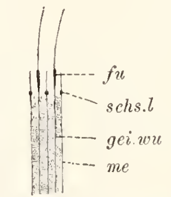


Fig 28. *Amphioxus lanceolatus,* Geisselzellen aus Mitteldarm. *fu* Fussstück der Geissel, *gei.wu* Geisselwurzel, *me* Membran, sich über die Schlussleiste (*schs.l*) in den Kragen fortsetzend.

Stützfibrillen von besonderer Stärke zeigt Fig. 25 von *Anadonta*; leicht ist hier die Verschmelzung von Elementarfibrillen (verdickten schwärzbaren Linen) zu stärkeren Bildungen zu erkennen. Fig. 30 von *Echi-*

naster lässt ausser einer Stützfibrille nur eine zarte Membran, die von wandständigen Fäden gebildet wird, erkennen. Membranbildungen sind sehr verbreitet (Fig. 25 *Anadonta*).

Die Ableitung der Schlussleisten von Desmochondren wird bei *Rana* (Fig. 29) besonders plausibel durch zwei- oder manchmal auch dreireihiges Auftreten der Schlussleisten, die gegen abwärts an Stärke abnehmen und deutlich körnige Beschaffenheit zeigen. Aeussere

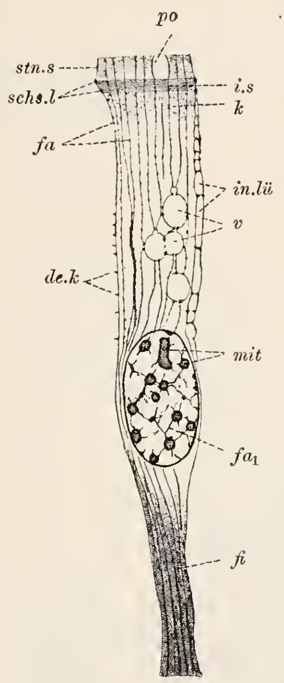


Fig. 29. *Rana esculenta*, Nährzelle des Dünndarms. *stn.s* Stäbchensaum, *po* Pore desselben, *i.s* Innensaum, *schs.l* Schlussleisten, *fa* Sarcfäden mit Desmochondren (*de.k*), *v* Vakuolen, *in.lü* Intercellularlücke, *mit* Mitom, fa_1 Kernfäden, *fi* Fibrillen, *k* Körner der nutritorischen Zone.

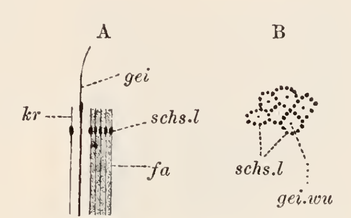


Fig. 30. *Echinaster sepositus*, Nährzellen der Leberdivertikel, A längs, B quer in Höhe der Schlussleisten (*schs.l*). *gei* Geissel mit Fussstück, *fa* Faden der Membran, *gei.wu* Geisselwurzel, *kr* Kragen.

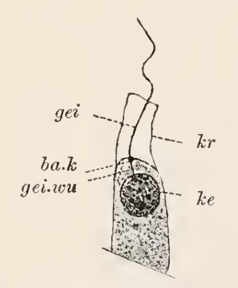


Fig. 31. *Sycon raphanus*, Nährzelle. *gei* Geissel, *gei.wu* Geisselwurzel, *ba.k* Basalkorn, *kr* Kragen, *ke* Kern.

von Desmochondren gebildete Körnerreihen, die sogar den Charakter einer Limitans (siehe Deckzellen) annehmen können, kommen vor (Fig. 27 *Ascaris*), können aber auch fehlen (*Rana*).

Kinetische Centren finden sich, wenn Wimpern oder Geisseln vorhanden sind, am Uebergang derselben in die Zellfäden oder -fibrillen in Form von Basalkörnern (Blepharochondren) (Fig. 25 *Anadonta*, Fig. 31 *Sycon*); manchmal sind sie an Geisseln auffallender Weise nicht zu unterscheiden (Fig. 28 und Fig. 30). Ob eine gelegentlich vorhandene innere Körnerreihe (Fig. 32 *Lumbricus*) auf doppelter Ausbildung der Blepharochondren beruht, bleibt fraglich. In manchen

Stäbchenzellen sind Diplochondren dicht an der Oberfläche oder tiefer (Fig. 33 und Fig. 34 Salamanderlarve), in Anlagerung an Fäden, sichtbar.

Die Zwischensubstanz enthält oft reichlich Ansammlungen von Lymphe, die zur Vakuolenbildung Anlass geben (Fig. 33 *Salamandra*). Bei den vakuolären Zellen der Anthozoen, von *Ptychodera* (Fig. 35) und *Amphioxus* (Fig. 36) enthält die Zelle wenige oder nur eine sehr

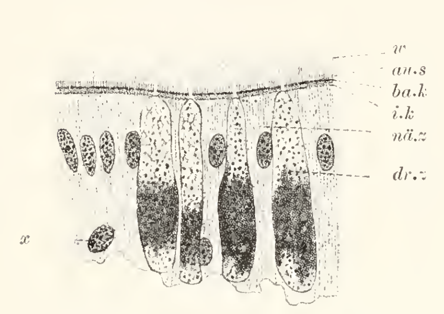


Fig. 32. *Eisenia rosea*, Stück des Enteroderms. *nä.z* Nährzelle, *dr.z* Drüsenzelle, *x* Lymphzelle (?), *w* Wimpern, *au.s* Aussensaum, *ba.k* Basalkörner, *i.k* innere Körner.

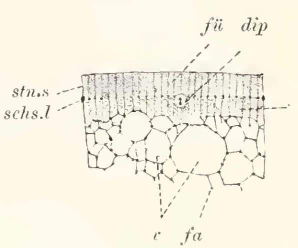


Fig. 33. *Salamandra maculosa*, distales Ende einer Nährzelle des Dünndarms. *stn.s* Stäbchensaum, *fü* Füllsubstanz des Saumes, *k* Körnelung des distalen Zellendes, *v* Vakuolen, *fa* Faden, *schs.l* Schlussleiste, *dip* Diplochonder.

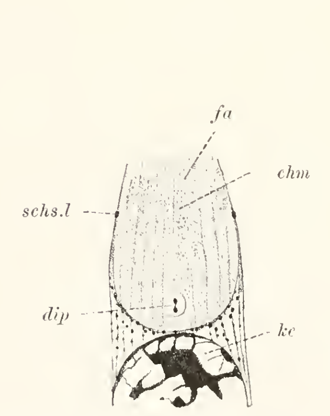


Fig. 34. *Salamandra maculosa*, Larve, distaler Teil einer Magenzelle. *ke* Kern, *schs.l* Schlussleiste, *fa*, *chm* Fäden und Chondrom des nutritorischen Sarcs, *dip* Diplochonder.

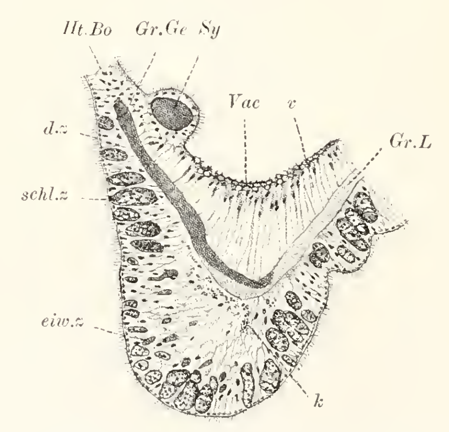


Fig. 35. *Ptychodera clavata*, Darmenge. *Ht.Bo* Hauptbogen, *Sy* Synaptikelstab (quer), *Vac* vakuolärer Streifen (auf Oberfläche das Schlussleistennetz angedeutet), *v* Vakuole, *Gr.L* Grenzlamelle mit Grenzgefäss (*Gr.Ge*), *d.z*, *schl.z*, *eiw.z* Deck-, Schleim-, Eiweisszellen des Grenzwulsts, *k* Körnelung basal zwischen den Deckzellen.

grosse Vakuole. Die Bedeutung dieser Elemente als Nährzellen bleibt fraglich; sie entbehren in typischer Ausbildung einer extracytären Differenzierung. Körner sind meist anzutreffen und erreichen manchmal grosse Dimensionen (Fig. 46 *Hydra*). Sie stellen Trophochondren verschiedener Art dar; daneben kommen oft Exkretkörner vor (Fig. 27 *Ascaris*, bei Mollusken etc.). Sehr häufig ist distal eine feinkörnige

manchmal fast homogene Zone entwickelt, die für die Aufnahme der Nahrungsstoffe von Bedeutung erscheint (Fig. 29 *Rana*, Fig. 33 Salamanderlarve, Fig. 27 *Ascaris*) und deshalb nutritorische Zone zu nennen ist.

Extracytäre Differenzierung. Wo Wimpern vorkommen, zeigen sie das bei Deckzelle geschilderte Verhalten; Bulben sind meist nachweisbar (Fig. 25 *Anadonta*, Fig. 32 *Lumbricus*). Die Geisseln sind, wie schon aus ihrem Zusammenhange mit starken Stützfibrillen hervorgeht, als Summen verklebter Wimpern aufzufassen. Bulben sind an ihnen oft kräftig entwickelt (Fussstückgeisseln von *Echinaster* z. B. Fig. 30), während zugleich Basalkörner fehlen; bei deutlichem Basalkorn kann der Bulbus fehlen (siehe im spez. Teil bei Kiemenbogen von *Amphioxus*). Es fragt sich, ob die betreffenden Bulben nicht verlagerte Basalkörner sind.

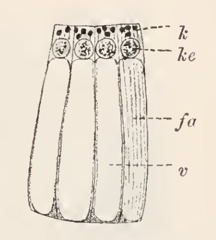


Fig. 36. *Amphioxus lanceolatus*, Zellen des vakuolären Streifens. *ke* Kern, *k* Körner, *fa* Fäden der Membran, *v* Vakuole.

Die Stäbchen sind kurze starre Bildungen, die durch eine homogene Substanz, in der oft helle porenartige Unterbrechungen vorkommen, zusammengehalten werden (Fig. 27 *Ascaris*). Es dürfte sich vielleicht nur zum Teil um eine lamellenartig entwickelte Kittsubstanz handeln, welche Lücken für die Aufnahme der Nahrungssäfte freilässt. In vielen Fällen (Fig. 29) macht es direkt den Eindruck, als wenn die Füllmasse zwischen den Stäbchen für die Aufnahme der Nahrungssäfte selbst von Wichtigkeit sei. Bei den Magenzellen der Vertebraten hängt der Stäbchensaum direkt mit einer scharf begrenzten distalen nutritorischen Zone des Sarcs zusammen und zeigt die gleiche Beschaffenheit wie diese: zwischen den Fäden, an denen Desmochondren fehlen, liegt eine fein granuläre Substanz. Der so charakterisierte Zellteil, mitsamt dem gleichbeschaffenen Stäbchensaum, ist als nutritorisches Sarc zu bezeichnen, das zweifellos von Bedeutung für die Aufnahme von Nährstoffen ist (siehe weiteres bei Cyte).

Eine Aufnahme geformter Nährstoffe kommt bei Cnidariern, Ctenophoren, Turbellarien und anderorts vor. Das Sarc, das eines Stäbchensaumes entbehrt, bildet distal pseudopodienartige Fortsätze, welche die in Zersetzung begriffenen Teile der Beutetiere umfliessen und in das Sarc einverleiben. Unverdauliche Stoffe (z. B. Nesselkapseln, Chitinborsten) werden ausgestossen, Muskelstücke, Fett u. a. assimiliert.

Bei verschiedenen Tiergruppen kommt im Umkreis der Geissel oder Wimpern ein dünner Kragen vor, der als extracytäre Verlängerung der Membran erscheint. Am deutlichsten tritt er bei den locker gestellten Nährzellen der Spongien hervor; viel schwieriger nachzuweisen ist er bei *Anadonta* (Fig. 25), bei *Echinaster* (Fig. 30) und *Amphioxus* (Fig. 28). Wahrscheinlich ist er bei den Nährzellen im allgemeinen weit verbreitet und für die Aufnahme von Nährstoffen von Wichtigkeit. Er besteht gleich der Membran aus verklebten Fäden (Fig. 30 *Echinaster*).

Gleich den Deckzellen zeigen auch die Nutrocyten bei den Cnidariern das Vermögen der Bindesubstanzbildung am basalen Pole (Stützlamelle, Scheibengallert der Medusen). Wie in funktioneller Hinsicht Beziehungen zu den Bindezellen vorliegen, so auch in formaler.

Die Entodermzellen der Tentakeln von marinen Hydropolypen bilden ein zelliges Stützgewebe, das einen Uebergang zum Chordagewebe, welches sich embryonal direkt vom Entoderm ableitet, darstellt. Sie ordnen sich einreihig an und entwickeln Vakuolen, während zugleich das Gerüst sich wandständig verdichtet und eine kräftige Membran bildet.

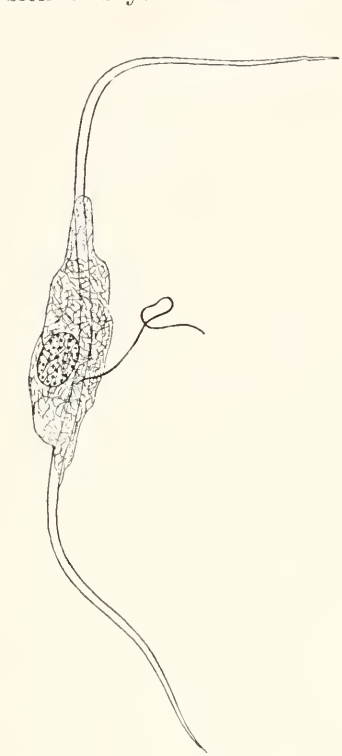


Fig. 37. *Alcyonium palmatum*, Nährmuskelzelle von einer Muskelfahne. Nach K. C. Schneider.

Intracytäre Differenzierung. Die Nährzellen der Cnidarier entwickeln basal Muskelfasern, die sich von denen der Deckmuskelzellen nicht unterscheiden. Auffallend ist die platte Form der Zellkörper bei den Nährmuskelzellen der Alcyonarien, die bereits grosse Aehnlichkeit mit echten Muskelzellen besitzen (Fig. 37).

Drüsenzelle (Adenocyte).

Lage epithelial; mit intracytärer Differenzierung (Sekret), die als Schleim, Gift, Ferment oder Gas ausgestossen wird.

Lage. Die Drüsenzellen sind entweder zwischen Deck- oder Nährzellen in die Epithelien eingelagert (Fig. 32 *Lumbricus*) oder sie bilden selbständig Epithelien (Drüsen) in Form von einfachen oder verästelten Schläuchen (Tubuli), von Bläschen (Acini) oder von beiden kombiniert (siehe bei Drüsen, Organologie). Während im letzteren Falle die Zellen auf das Epithel beschränkt sind, erscheinen sie im ersteren Falle oft unter dasselbe versenkt (Fig. 243 *Dendrocölum*) und bewahren nur durch dünne Ausführstränge Beziehungen zu ihm. Eine Ausmündung fehlt ganz z. B. bei den Leydig'schen Zellen der Salamanderlarvenhaut. Gewisse entodermale Drüsenzellen von *Hydra* entwickeln sich aus basiepithelial gelegenen Bildungszellen und gelangen erst bei der Sekretreifung in tektiepitheliale [1]) Lage (siehe auch bei Nesselzellen).

Form. Die Form zeigt geringe Schwankungen. Euepithelial [1]) gelegene Zellen sind cylindrisch (Fig. 38 Salamanderlarve), konisch (Fig. 39 Salamanderlarve), eiförmig (Fig. 40 *Lumbricus*), flaschenförmig gestaltet; subepithelial nehmen sie gewöhnlich Kolbenform an (Fig. 41 *Dendrocölum*). Der Breitendurchmesser schwankt meist je nach der Erfüllung der Zelle mit Sekret. Die Leberzellen sind bilateral symmetrisch gestaltet; sie lassen eine lange, in der Längsrichtung des Tubulus gelegene Sagittalachse von einer in der Querrichtung gelegenen Transversalachse unterscheiden. Entsprechend der ersteren besitzen sie zwei lange, schräg geneigte, entsprechend der letzteren zwei kurze, auf-

[1]) Ueber tekti- und euepithelial etc. siehe bei Organologie, allgemeine Prinzipien.

recht gestellte Seitenflächen; die Oberfläche ist transversal viel schmäler als die Basalfläche, stimmt dagegen sagittal an Länge mit ihr überein.

Eigentümlich geformt ist die Oberfläche bei vielen Drüsenzellen, zwischen welchen sich intercelluläre Kapillaren (Seitenkapillaren des

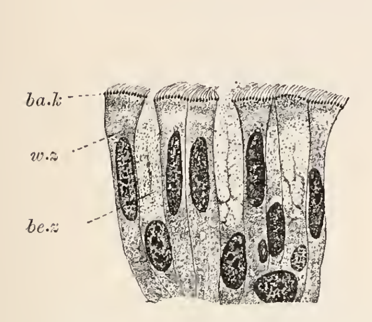


Fig. 38. *Salamandra maculosa*, Oesophagusepithel. *w.z* Wimperzelle, *ba k* Basalkörner, *bc.z* Becherzelle.

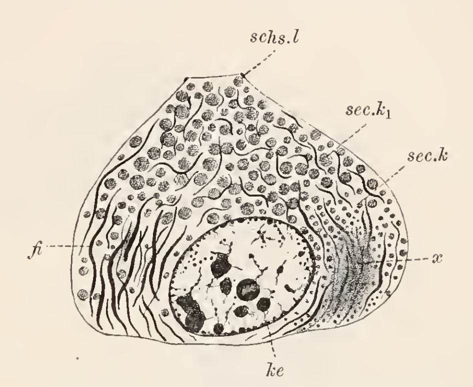


Fig. 39. *Salamandra maculosa*, Larve, Pankreaszelle. *x* Bildungsherd der Sekretkörner (*sec.k*), *sec.k*$_1$ reife Sekretkörner, *fi* Sekretfibrille, *ke* Kern, *schs.l* Schlussleiste.

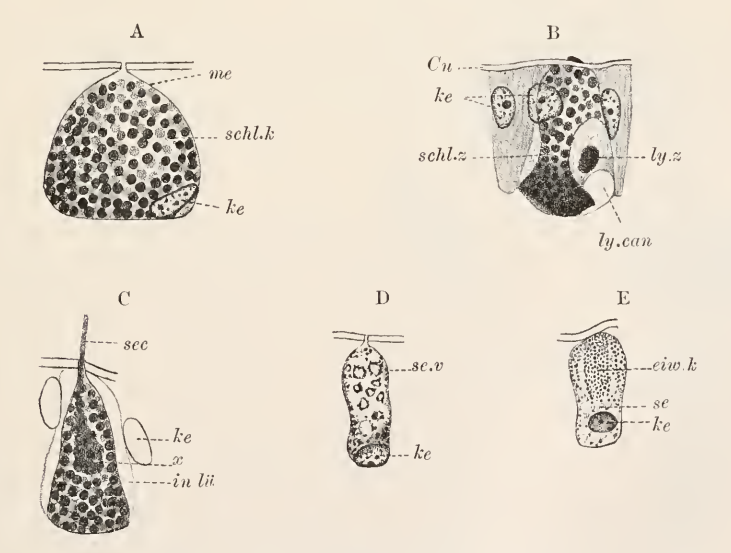


Fig. 40. *Eisenia rosea*, Drüsenzellen. A reife Schleimzelle. *me* Membran, *schl.k* Schleimkörner, *ke* Kern. B und C Schleimzellen in Entleerung begriffen, in situ. *schl.z* Schleimzelle, *ke* Kerne, *Cu* Cuticula, *in.lü* Intercellularlücken, kanälchenartig erweitert (*ly.can*), *ly.z* Lymphzelle, *x* Sekretpfropf, *sec* vorquellendes Sekret. D Schleimzelle entleert, *se.v* Sekretvakuolen (Sekretreste). E Eiweisszelle, *eiw.k* Eiweisskörner des Sekretbechers, *sc* Sarc des Fusses.

Pankreas, der Leber etc., siehe vor allem das Schema Fig. 42) befinden. Die schmalen Kapillarflächen sind der Oberfläche der Zellen zuzurechnen, da sie wie diese von Schlussleisten eingesäumt werden.

Verband. Zwischen den Drüsenzellen der Drüsen sind immer Schlussleisten und meist auch Intercellularräume und Brücken ausge-

bildet. Bei Einlagerung einzelner Drüsenzellen in Epithelien ist der Verband derselben mit den Deck- oder Nährzellen wohl gewöhnlich

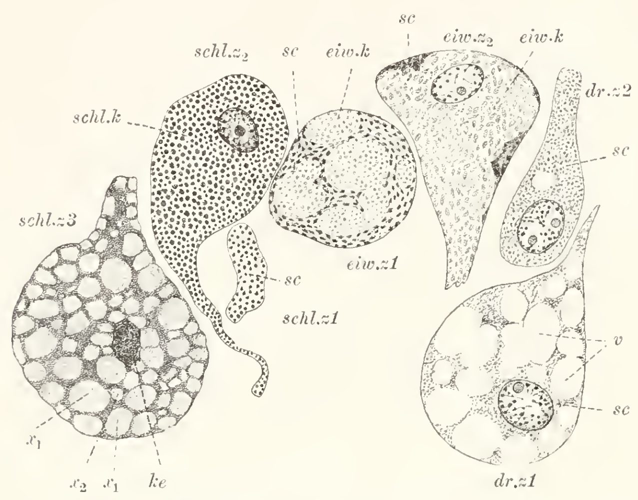


Fig. 41. *Dendrocölum lacteum*, Drüsenzellen in verschiedenen Funktionsphasen *dr.z1* sekretleere Drüsenzelle, *v* Vakuolen, *sc* Reste des Sarcs, *dr.z2* sekretleere Drüsenzelle geschrumpft, *eiw.z1* regenerierende, *eiw.z2* reife Eiweisszelle, *sc* Sarc, *eiw.k* Eiweisskörner, *schl.z* Schleimzellen, 1 regenerierend, 2 reif, 3 verquollen, *schl.k* Schleimkörner, *ke* geschrumpfter Kern, x_1 stark verquollenes Sekret, umgeben von dichteren Sekretlamellen (x_2), die ein Gerüst vortäuschen.

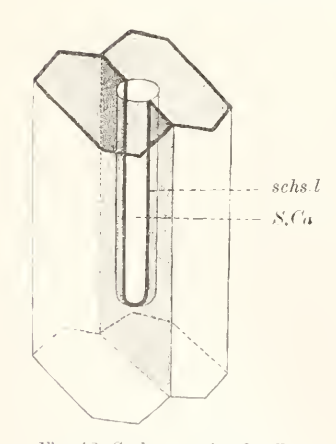


Fig. 42. Schematische Darstellung des Verhaltens der Schlussleisten an Seitenkapillaren eines Drüsenlumens, nach ZIMMERMANN. *S.Ca* Seitenkapillare, *schs.l* Fortsetzung der distalen Schlussleisten in die Kapillare längs der Grenzfläche der benachbarten Drüsenzellen.

in gleicher Weise bewirkt (siehe Fig. 47 *Homo*). Gelegentlich sind die Lücken zu Kanälchen erweitert (Fig. 40 *Lumbricus*), die für die reichliche Zufuhr von Lymphe von Bedeutung erscheinen.

Sarc. Im Sarc sind immer Gerüst und Hyalom, letzteres meist mit reichem Chondrom (Sekretkörner), nachweisbar. Das Gerüst besteht aus Fäden, an denen Desmochondren gelegentlich festgestellt werden können (Fig. 43 Salamanderlarve). Die bei der Sekretentwicklung oft auftretenden Vakuolenwände in Umgebung der Sekretkörner dürften durch Verklebung der Desmochondren bedingt sein (Fig. 44 Salamanderlarve; siehe bei Nierenzellen); überhaupt wird durch die Sekretentwicklung Verlauf und auch Form der Fäden vielfach beeinflusst. Die Fäden erscheinen einerseits als Träger der Sekretkörner, vor allem der unreifen, in welch letzterem Falle sie zu Sekretfibrillen (sog. Basalfilamente) verdickt sind (Fig. 39 Salamanderlarve); andererseits werden sie durch die Sekretkörner aus ihrem normalen Verlaufe abgelenkt. Bei Eiweisszellen (Fig. 45) bilden sie vorwiegend

eine verschieden dicke Umhüllung des Sekretbechers (Theka) und verlaufen im Becher nur in geringer Zahl.

Wimpern kommen nur sehr selten und wohl immer nur vereinzelt vor (Fig. 46 *Hydra*). Ein kinetisches Centrum

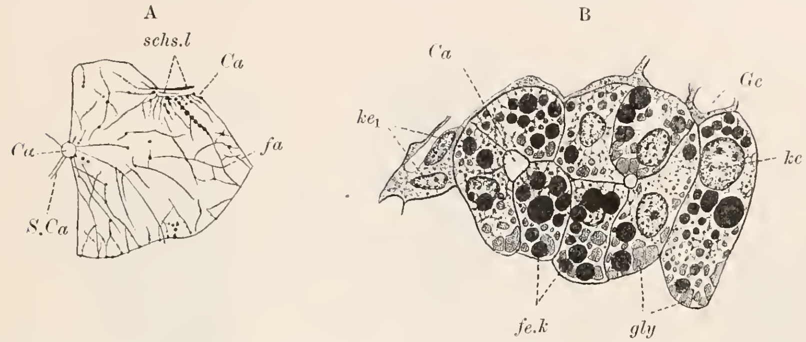


Fig. 43. *Salamandra maculosa*, Larve, Leberzellen, A mit PERENYI'scher, B mit FLEMMING'scher Flüssigkeit behandelt. *Ca* Gallenkapillaren (Central *Ca*). *S.Ca* Seitenkapillare, *Ge* Gefässkapillare, *schs.l* Schlussleisten, *fa* Faden, *ke* Kern, *fe.k* Fettkörner, *gly* Glycogenballen, ke_1 Kerne von Gefässkapillaren.

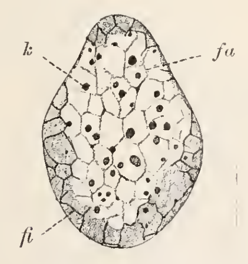


Fig. 44. *Salamandra maculosa*, Larve, LEYDIG'sche Epidermzelle (Eiweisszelle). *k* Eiweisskörner, *fa* Faden des inneren Sares, *fi* Fibrillennetz der Theka.

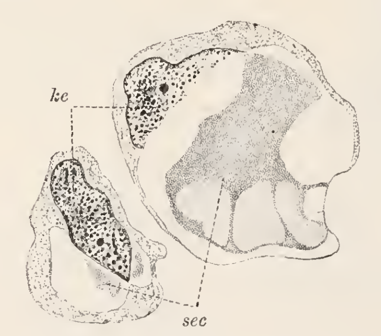
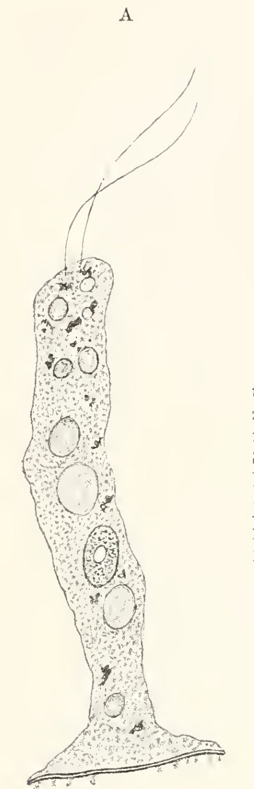


Fig. 45. *Helix pomatia*, Eiweisszellen des Epiderms, basal flächenhaft angeschnitten. *sec* Sekret innerhalb der Theka, *ke* Kern.

wurde in Form eines Diplochonders im Sekretbecher von Becherzellen nachgewiesen (Fig. 47 *Homo*). Bei Eiweisszellen fällt der Nachweis schwerer. Bei den riesigen Gaszellen von *Rhizophysa* findet sich am Kern eine sphärenartige Verdichtung des Gerüsts, die wohl ein kinetisches Centrum enthalten dürfte (Fig. 48).

Intracytäre Differenzierung. Der Charakter der Drüsenzellen ist im Auftreten grosser Körnermengen (Sekretkörner, Adenochondren), die nach aussen ausgestossen werden, gegeben. Die Sekretkörner entwickeln sich aus dem Hyalom. Sie treten darin, wie günstige Beispiele lehren, als feine Granulation oder als homogener Belag der Fäden auf; die Affinität zu Farbstoffen ist zunächst eine geringe und sehr häufig von der der reifen Sekretkörner abweichende (Fig. 39 Salamanderlarve). Die dichte Granulation zerfällt in die Sekretkörner, die zu oft beträchtlicher Grösse heranwachsen, bestimmte färberische Affinitäten entwickeln und in mannig-

faltiger Weise sich verflüssigen oder vergasen (Gaszellen der Siphonophoren). Die morphologischen und färberischen Veränderungen eines Sekretkornes während seiner für uns sichtbaren Entwicklung legen nahe, dass dasselbe auch vorher in der Zwischensubstanz als indi-



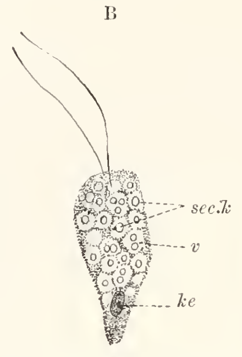


Fig. 46. *Hydra fusca*, Entodermzellen, A Nährzelle, B Eiweisszelle, nach K. C. SCHNEIDER. *sec.k* Sekretkörner, *v* Vakuole, *ke* Kern. In der Nährzelle sind dunkle Exkretkörner u. helle Nahrungsballen eingezeichnet, Kern mit grossem Nucleolus; basal eine Ringmuskelfaser.

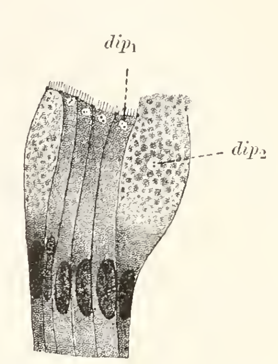


Fig. 47. *Homo*, Nähr- und Becherzellen aus dem Colon. dip_1 Diplochonder der Nährzellen, dip_2 desgl. der Becherzellen. Nach ZIMMERMANN.

vidualisierter Körper (primäres Sekretkorn) enthalten ist, der eine eigenartige, zur Degeneration führende Entwicklungsrichtung einschlägt. Da die Drüsenzellen in den weitaus meisten Fällen nach der Entleerung aufs neue Sekret liefern. ist anzunehmen, dass immer primäre Sekretkörner zurückbleiben, aus denen sich die sekundären, zu Grunde gehenden, durch Teilung entwickeln (siehe weiteres bei Cyte).

Nach der Beschaffenheit des Sekretes sind zwei Hauptgruppen von Sekretzellen zu unterscheiden: Schleimzellen (Mucocyten) und Eiweisszellen (Serocyten). Für die Schleimzellen sind folgende Eigenschaften charakteristisch. Das reife Sekret ist mucinhaltig und basophil. Es färbt sich mit alkalischen Farbstoffen, von denen Hämatoxylin und Toluoidin erwähnt seien; ersteres tingiert es rein blau, letzteres blau mit einem Stich ins Rötliche (metachromatisch). Verflüssigt ist es schleimig, zähe, fadenziehend. Die Eiweisszellen liefern dagegen ein eiweisshaltiges (seröses) und acidophiles Sekret, das durch saure Farbstoffe, am besten durch Eosin, welches es rot färbt, differenziert dargestellt wird. Verflüssigt ist es leicht beweglich, wirkt giftig oder enzymatisch. Die Eiweisszellen liefern daher das grosse Kontingent der Verdauungsdrüsen. Die Gaszellen gehören in die Gruppe der Schleimzellen. Ihr Sekret tritt zunächst in Form von Körnern auf, die zu Tropfen verfliessen und zuletzt vergasen.

Formal zeigen beide Arten von Drüsenzellen keine durchgreifenden

Unterschiede. Beiden kommt bei Sekretreife entweder eine vollständige oder eine nur teilweise Erfüllung der Zelle mit dem Sekrete zu. Im letzteren Falle bildet die distale Zellhälfte einen Sekretbecher, während das übrige Sarc sekretfrei oder sekretarm bleibt. Am



Fig. 48. *Rhizophysa filiformis*, Partie aus einer Gaszelle des Pneumatophors. *ke* Kern, *sph* Sphäre, *x* flügelförmige Ausbreitung des Gerüsts, *fa* Gerüstfäden, *sec.k* junge, *sec.k*$_1$ in Auflösung begriffene Sekretkörner.

häufigsten kommt ein Sekretbecher den Schleimzellen (Fig. 47 *Homo*), seltener den Eiweisszellen zu (Fig. 40 *Lumbricus*). Während die Schleimzellen, wie es scheint, immer periodisch entleeren und regenerieren, findet man bei Eiweisszellen nicht selten reifes und unreifes Sekret nebeneinander (Fig. 39 Salamanderlarve). Beide Zellarten können manchmal eine nur kurze Lebensdauer, bedingt durch excessive Sekretentwicklung bei grossen Zelldimensionen, haben. Sicher nachweisbar ist rasche Erschöpfung bei den Eiweisszellen in den Giftdrüsen der Amphibien, deren Sekret immer massenhaft Kerne enthält und in denen ein reger Zellersatz stattfindet; wahrscheinlich ist sie für die Gaszellen von *Physophora*, wo gleichfalls ein Zellersatz nachweisbar ist. Bezeichnend für die Eiweisszellen erscheint in vielen Fällen die basophile Natur des jungen Sekretes, wodurch lebhafte Färbbarkeit mit Hämatoxylin bedingt ist (Fig. 39 Salamanderlarve).

Bei den Drüsenzellen der Arthropoden ziemlich allgemein, sowie bei manchen Eiweisszellen der Vertebraten, z. B. in Speichel- und Magendrüsen, finden sich intracelluläre Sekretkapillaren, die in das Drüsenlumen ausmünden und Sammelbahnen des Sekrets in der Zelle repräsentieren.

Bei periodischer Sekretentwicklung lassen sich drei Funktionsphasen der Zelle unterscheiden. 1. Regenerationsphase. Das

Sekret tritt in Form von nicht oder schwach sich färbenden winzigen Körnchen auf und erfüllt allmählich das aufgelockerte, zusammenschrumpfende Sarc. 2. Reifungsphase. Die Sekretkörner gewinnen volle Grösse und typische Färbbarkeit; die Zelle wird von ihnen ganz erfüllt und schwillt beträchtlich an. 3. Entleerungsphase. Das Sekret wird, jedenfalls durch Kontraktion des Gerüsts und auf einen Nervenreiz hin, in verquellendem, wohl nicht in völlig verquollenem. Zustande ausgestossen. Das Sarc ist nun von Vakuolen durchsetzt; eine Zerstörung des Gerüstes dürfte normaler Weise nicht vorkommen.

Am konservierten Materiale trifft man das Sekret oft bei intracellulärer Lage völlig verquollen (Fig. 41 *Dendrocölum*); wahrscheinlich ist hier das Reagens Verquellungsursache. Dabei bleibt aber zu beachten, dass ein und dasselbe Reagens nicht immer Verquellung veranlasst, und man darf daher annehmen, dass eine bestimmte Disposition der reifen Sekretkörner. die wahrscheinlich vom Nervensystem abhängt, notwendige Voraussetzung für den Verquellungsvorgang ist.

Bemerkenswert sind die Rhabditenzellen der Turbellarien, deren Sekret aus grossen festen, acidophilen Stäben besteht. Ferner sei der Leberzellen der Arthropoden. Mollusken und Vertebraten (Fig. 43) gedacht, in deren Sarc neben den charakteristischen serösen Sekretkörnern noch Trophochondren verschiedener Art (Fett, Glycogen) und auch Exkretkörner vorkommen können. Fettkörner finden sich auch in anderen Drüsenzellen.

Nesselzelle (Cnidocyte).

Lage epithelial; mit extra- und intracytären komplizierten Differenzierungen (Cnide. Entladungsapparat), deren Funktionsleistung Verwundung und Vergiftung von Beutetieren herbeiführt, aber auch den Untergang der Zelle veranlasst.

Lage. Die fast ausschliesslich den Cnidariern zukommenden Cnidocyten liegen im ausgebildeten Zustande euepithelial oder tektiepithelial [1]) zwischen den Deckzellen verstreut, gelegentlich auch in diese eingesenkt (siehe im spez. Teil bei *Hydra*). Im jugendlichen Zustande liegen sie basiepithelial und vielfach (Siphonophoren) an anderen Stellen, sog. Bildungsherden, von denen sie noch vor Abschluss der Entwicklung zur Verbrauchsstätte wandern. Im Entoderm finden sich Nesselzellen bei den Anthozoen, ferner auch bei den Aeolidiern.

Form. Die Form ist eine sehr mannigfaltige und erscheint bedingt durch die im Sarc eingelagerte feste Cnide, in deren Umgebung nur ein dünner Plasmamantel bleibt. Die Cnidenform schwankt von einer fast rein kugligen bis zur stabförmigen, gestreckten oder leicht gekrümmten (Fig. 49 *Physophora*, Fig. 50 *Rosacea*). Basal ist die Zelle manchmal in eine Stützfaser ausgezogen (Fig. 51 *Apolemia*), die an der unterliegenden Grenzlamelle inseriert; manchmal kommen nervöse Fortsätze vor (Fig. 52 *Anemonia*). Distal tragen die Zellen immer einen konischen Aufsatz (Entladungsapparat), der ein Sinneshaar (Cnidocil) enthält.

Verband. Die Verbindung der Nesselzellen mit den Nachbarelementen ist bei verstreutem Vorkommen eine lose, derart, dass die Nesselzellen leicht aus dem Epithel ausgestossen werden können. Sie ist dagegen eine äusserst innige an den Nesselknöpfen der Siphonophoren, wo grosse Mengen von Nesselzellen sich direkt berühren und gleichzeitig funktionieren. Die Zellen sind hier distal durch ein Gitter

[1]) Ueber diese Ausdrücke siehe bei Organologie, allgemeine Prinzipien.

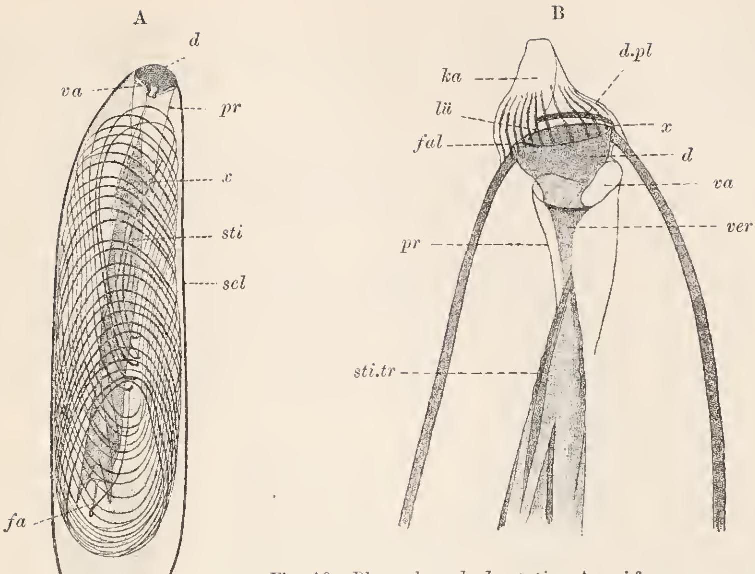


Fig. 49. *Physophora hydrostatica*, A reife accessorische Cnide, B Vorderende mit Entladungskappe, stärker vergrössert. *d* Deckel, *d pl* Deckplatte, *x* Verbindung derselben mit der Sklera, *lü* Deckplattenschlitz, *ka* Entladungskappe, *fal* Falten derselben, *va* Vacuum, *pr* Spiralstreifen der Propria des Basalteils, *fa* Fadenteil des Schlauchs, *sti* Stilette *sti.tr* Stiletträger, *ver* Verbindungsstrang, *scl* Sklera.

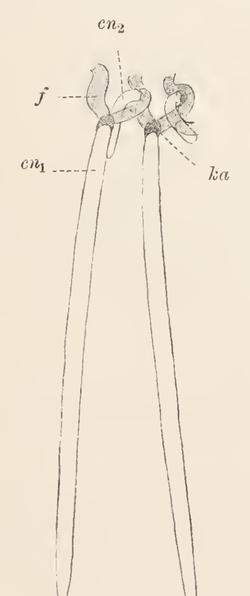


Fig. 50. *Rosacea plicata*, accessorische Cniden (cn_1), an der äusseren Längsfaser (f) des elastischen Gitters befestigt, cn_2 säbelförmige Cniden, *ka* Entladungskappe. Vom Nesselknopf.

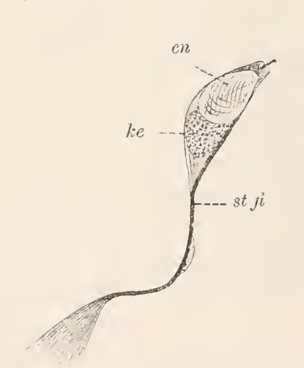


Fig. 51. *Apolemia uvaria*, Nesselzelle vom Tasterende. *cn* Cnide, *ke* Kern, *st.fi* Stützfibrille.

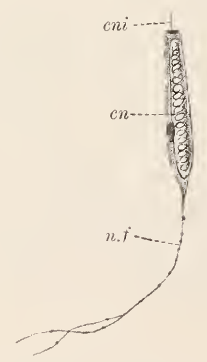


Fig. 52. *Anemonia sulcata*, Nesselzelle, nach Gebr. Hertwig. *cni* Cnidocil, *cn* Cnide, *nf* nervöser Fortsatz.

elastischer Fasern verbunden, die als Differenzierungen der Zellen erscheinen (Fig. 50).

Sarc. Das Sarc wird bei der Entwicklung bis auf einen dünnen Mantel (Theka) für die Bildung der intracytären Differenzierung (Cnide) verbraucht. Es besteht aus längs verlaufenden Fäden, die sich zu einer Stützfibrille, welche einerseits an der Cnide, andererseits an der Grenzlamelle inseriert, vereinigen können, oder auch sich in eine Nervenfaser (Fig. 52) fortsetzen.

Intracytäre Differenzierung (Cnide). Die Cnide ist in den typischen Fällen ein Sekretbehälter, der aus der Kapsel und dem Schlauch besteht. Letzterer ist im ruhenden Zustande der Cnide in die Kapsel eingestülpt (Fig. 49 *Physophora*). Die Kapsel besteht aus einer äusseren harten elastischen (Sklera) und einer inneren weichen (Propria) Wandung, von denen nur die letztere sich in den Schlauch fortsetzt. Propria und Schlauch sind Differenzierungen des Gerüsts; die Sklera entsteht durch Verdichtung einer flüssig angelegten Substanz (Skleraanlage), nach Art einer Bindesubstanz (siehe bei Zelle). Im Innern der Kapsel liegt das feinkörnige Sekret, welches durch die Sklera und den Deckel vollständig gegen aussen abgeschlossen ist. Der Schlauch trägt fast immer Dornen verschiedener Stärke; sie durchschlagen bei Entladung der Cnide die Haut des Beutetieres und bahnen dadurch einen Weg für das im verquollenen Zustande leicht flüssige Sekret. Genaues über Bau, Funktion und Entwicklung der Cnide siehe bei Cnidariern (spez. Teil).

Die Bedeutung der Cnide liegt in der Isolation eines ungemein leicht verquellbaren Sekretes, die durch die harte Sklera und den gleichfalls harten Deckel bewirkt wird. Die Verquellung erfolgt bei Zutritt von Wasser; der Zutritt von Wasser ist nur bei Ablösung des Deckels möglich. Indessen zeigt vitale Färbung mit Neutralrot, dass die Kapselwand nicht undurchlässig für Zellsäfte ist, da das Sekret sich färbt. Somit sind entweder die Zellsäfte nicht geeignet, eine Verquellung des Sekretes zu bewirken, oder es bedarf für die Verquellung noch einer bestimmten Disposition des Sekretes, die auf nervösen Reiz hin, sei es durch Vermittlung des Cnidocils oder vielleicht auch des Nervensystems, sich ergiebt. Im letzteren Falle erscheint die Kapsel weniger als Isolationsapparat des Sekretes, als für die schnelle Ausstülpung des durch seine Dornen bedeutungsvollen Schlauches von Wichtigkeit.

Extracytäre Differenzierung (Entladungsapparat). Der Cnide sitzt distal eine fein längsgefältelte Kappe auf, die einseitig ein Sinneshaar (Cnidocil) enthält. Die Bedeutung der Kappe liegt höchst wahrscheinlich in der Absprengung des Deckels, die auf Reizung des Cnidocils hin erfolgt und den Zutritt von Wasser zum Sekret ermöglicht. Genaueres über den Entladungsapparat siehe bei Cnidariern.

Sinneszelle (Aesthocyte).

Lage epithelial; mit extra- oder intracytärer perceptorischer Differenzierung, meist mit nervösen Fortsätzen; Funktion der Sinneswahrnehmung und meist auch Reizleitung.

Lage. Die Sinneszellen liegen stets epithelial, entweder einzeln und in Gruppen verstreut im Körperepithel, bei niederen Coelenteriern auch im Entoderm, oder in Sinnesorganen angesammelt, die sich im Epiderm oder unter der Körperoberfläche vorfinden und immer vom Ektoderm stammen.

Form. Zwei Hauptgruppen sind zu unterscheiden. Erstens primäre Sinneszellen (Sinnesnervenzellen), die sich basal in eine ableitende (effektorische) Nervenfaser ausziehen (Fig. 53 *Euplanaria*, Fig. 54 *Mus*), und zweitens sekundäre Sinneszellen, die dieser Nervenfaser entbehren (Fig. 55 *Caria*). Der Zellkörper zeigt bei den primären Sinneszellen grosse Verschiedenheit (Fig. 56 *Pseudo-*

branchellion, Fig. 57 *Anemonia*) und liegt oft unter das Sinnesepithel versenkt, entwickelt derart einen langen perceptorischen Fortsatz; bei den sekundären ist er gewöhnlich cylindrisch oder birnförmig

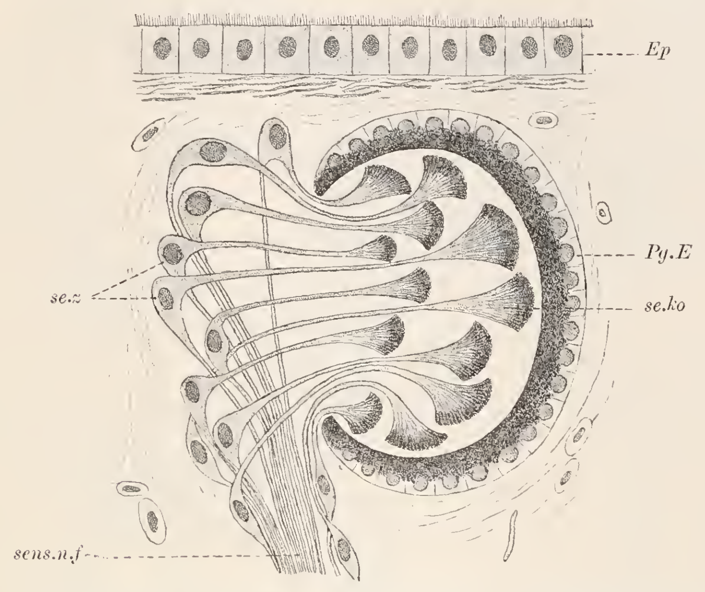


Fig. 53. *Euplanaria gonocephala*, Auge. *Ep* Epiderm, *Pg.E* Pigmentepithel, *se.z* Sehzellen, *se.ko* Sehkolben, *sens.n.f* sensible Nervenfasern. Nach HESSE.

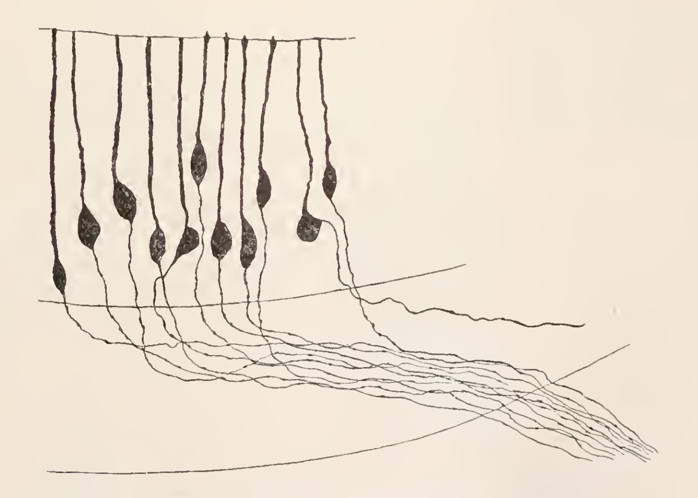


Fig. 54. *Mus musculus*, Riechzellen. Nach RETZIUS.

(Fig. 59 *Salamandra*) und liegt immer euepithelial. Die effektorische Faser (über diese und die anderen Bezeichnungen siehe weiteres bei Nervenzelle) kann bei den Hydroiden in doppelter, vielleicht auch mehrfacher, Zahl vorkommen (Fig. 57); sie steht hier durch ihre Verzweigungen wahrscheinlich sowohl direkt mit Muskelfasern, als auch

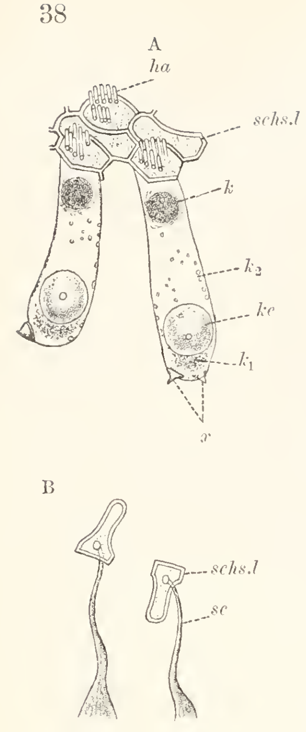


Fig. 55. *Cavia cobaya*, äussere Hörzellen (A) und distaler Teil der Deiters-sehen Zellen (B) des Corti-sehen Organs. *ha* Hörhaar, *k* und k_1 fragliche körnige Einlagerungen der Hörzellen, k_2 verstreute Körner, *ke* Kern, *x* Enden der Nervenfasern, *schs.l* Schlussleisten der Phalangen, *sc* Sare. Nach RETZIUS.

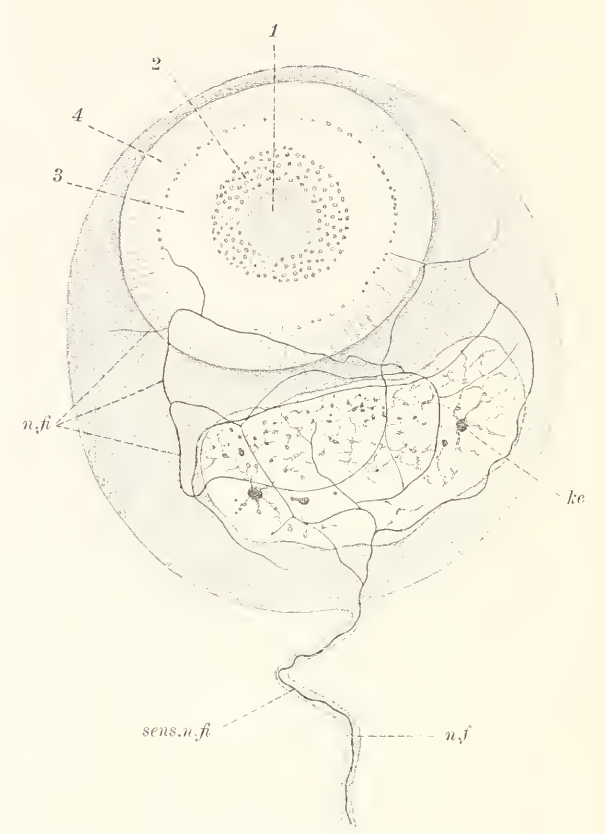


Fig. 56. *Pseudobranchellion*, Sehzelle. Nach APATHY. *n.fi* Neurofibrillen, *sens.n.fi* sensible *n.fi* der Nervenfaser *(n.f)*, *ke* Kern, *1—4* Glaskörper, *1* Innenkörper, *2* körnige, *3* helle, *4* radiär gestreifte Zone desselben.

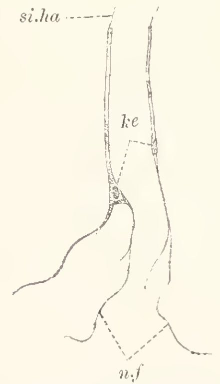


Fig. 57. *Anemonia sulcata*, Sinneszellen. Nach Gebr. HERTWIG. *ke* Kern, *si.ha* Sinneshaar, *n.f* Nervenfaser

mit Nervenzellen in Verbindung, ist also motorischer und sensorischer Natur. Bei den übrigen Metazoen ist sie fast durchgehends rein sensorischer Natur und endet in den Nervencentren mit charakteristischer Terminalverzweigung, unter Einwirkung auf Nervenzellen; sie wird als sensible Faser bezeichnet. Doch liegen auch Angaben vor (ZERNECKE und SAMASSA), nach denen bei Cestoden und Gastropoden Zweige der sensiblen Fasern direkt an Muskelfasern herantreten sollen; die Faser wäre demnach in einzelnen Fällen auch bei höheren Metazoen gemischter Natur. Ferner sind vielfach seitliche Fortsätze des Zellkörpers (z. B. bei *Hirudo* durch APATHY) gefunden worden, deren Bedeutung fraglich bleibt.

Verband. In vielen Fällen sind die Sinneszellen durch Schlussleisten untereinander oder mit angrenzenden Deckzellen verbunden (Fig. 60 Sala-

manderlarve, Fig. 55 *Cavia*, Fig. 61 *Pecten*), scheinen im übrigen aber der Brückenverbindungen an den Seitenflächen ganz zu entbehren, wenn-

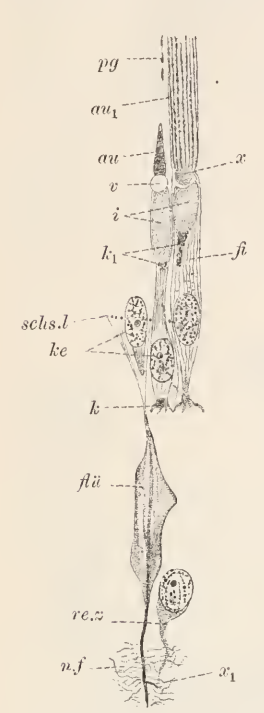


Fig. 58. *Rana esculenta*, Auge, Retinaelemente. *pg* Pigment, *au* Aussenglied eines Zapfens, au_1 desgl. von einem Stab, an dem die Neurofibrillen (*fi*) und die homogene Füllmasse (*x*) dargestellt sind, *v* Vakuole, *i* Innenglieder, k_1 Körner unter denselben, *ke* Sehzellkerne, *k* körnige Einlagerung an der Sehzellbasis, *schs.l* Schlussleistenkörner, die insgesamt die Limitans bilden, *flü* Flügel der Stützfasern, *re.z* Retinazelle, *n.f* Nervenfasern, x_1 desgl., mit einer Stützfaser verklebt.

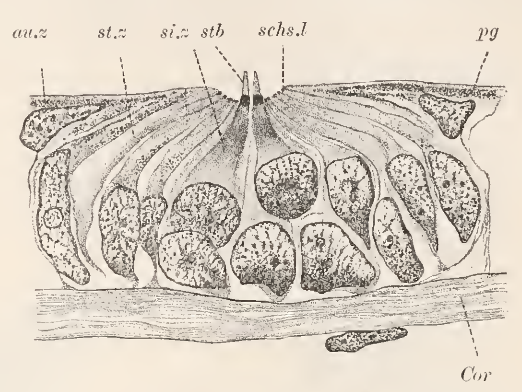


Fig. 59. *Salamandra maculosa*, Larve, Sinnesknospe. *si.z* Sinneszelle, *stb* Sinnesstab, *st.z* Stützzelle, *au.z* Aussenzelle, *schs.l* Schlussleiste, *pg* Pigment, *Cor* Corium.

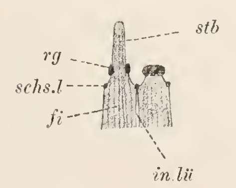


Fig. 60. *Salamandra maculosa*, Larve, Ende zweier Sinneszellen. *fi* Neurofibrillen, *schs.l* Schlussleiste, *stb* Sinnesstab, *rg* Ring an demselben, *in.lü* Intercellularlücke.

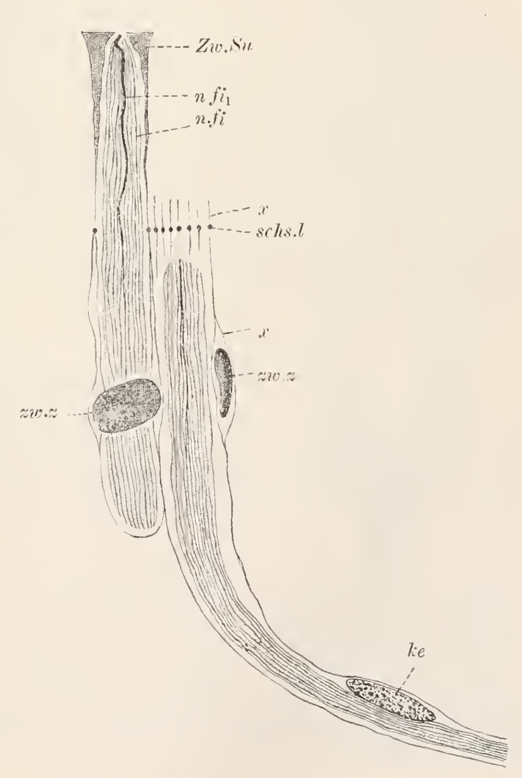


Fig. 61. *Pecten jacobaeus*, Sehzellen des Auges. *ke* Kern einer Sehzelle, *x* membranartig (?) angeordnete periphere Fibrillen, *n.fi* Neurofibrillen, $n.fi_1$ dicke axiale Fibrille, durch Vereinigung von Elementarfibrillen hervorgegangen, *schs.l* Schlussleistenkörner, *zw.z* Kerne von Zwischenzellen, *Zw.Su* Zwischensubstanz.

gleich auch Intercellularlücken vorhanden sind. In anderen Fällen (Fig. 53 *Euplanaria*) ist der Verband nur ein loser und der Zusammenhalt erscheint durch angrenzendes Gewebe bewirkt.

Sarc. Das Sarc enthält längsverlaufende Fäden, die wohl immer den Charakter von Neurofibrillen aufweisen, und eine meist gleichmässig helle Zwischensubstanz. Am besten zeigen die Fäden Neurofibrillencharakter (siehe Nervenzellen) in den Sinnesnervenzellen. Sie sind glatt begrenzt, verlaufen leicht oder stark gewunden, verkleben oft innig zu dickeren Fibrillen und können mittelst Vergoldung in einzelnen Fällen (Fig. 56 *Pseudobranchellion*) differenziert dargestellt werden.[1]) Auch durch Eisenhämatoxylin werden sie oft gefärbt (Fig. 61 *Pecten*), wenngleich dies Reagens kein spezifisches Färbemittel der

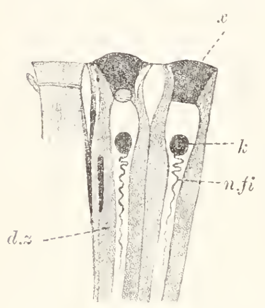


Fig. 62. *Arca noae*, Auge. Nach R. HESSE. *d.z* Deckzellen, *n.fi* Neurofibrille, *x* intracelluläre Differenzierung der Sehzellen, *k* Körnerhaufen fraglicher Bedeutung.

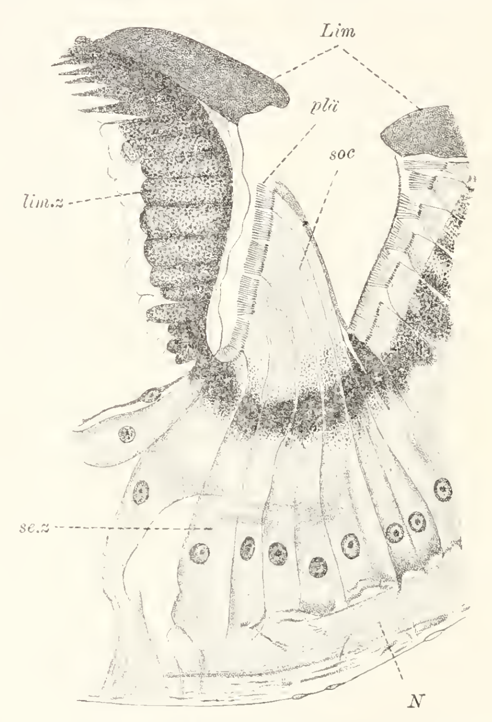


Fig. 63. *Carinaria mediterranea*, Retinaschnitt. *se.z* Sehzellen, *soc* Sockel, *plä* Plättchen, *N* Nerv, *lim.z* Limitanszellen, *Lim* sog. Limitans. Nach R. HESSE.

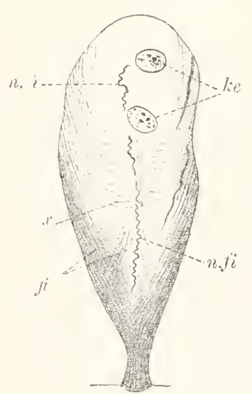


Fig. 64. *Ammocoetes*, Kolbenzelle. *ke* Kerne, *n.fi* Neurofibrille, *fi* Stützfibrillen, *x* Schichtlinien.

Neurofibrillen darstellt (siehe Nervenzellen). In den sekundären Nervenzellen tritt der Charakter schon wegen der geringen Zelllänge nicht so deutlich hervor; doch sind gerade wegen charakteristischer Ausbildung einzelner axialer Fäden die Kolbenzellen von *Ammocoetes* (Fig. 64) als Sinneszellen (Sinnesnervenzellen?) anzusprechen.

---

[1]) Fraglich bleibt, ob hier alle Neurofibrillen gefärbt sind, da die radiär gestreifte Zone wohl von Fibrillenenden gebildet sein dürfte.

Die Zwischensubstanz (Hyalom) zeigt nicht selten dichte, manchmal deutlich körnige Einlagerungen, deren Bedeutung fraglich bleibt. Sie finden sich sowohl neben extracytären, als auch intracytären Differenzierungen des Sarcs vor. Ersteres zeigen Fig. 55 (*Cavia*), Fig. 58 (*Rana*), letzteres Fig. 62 (*Arca*). Selten kommen Pigmentkörnchen vor (z. B. Retinulazellen der Arthropoden; siehe bei *Palaemon* im spez. Teil).

Extracytäre Differenzierungen. Als solche sind steife Haare, Stiftchen, Plättchen, Stäbe [1]), Zapfen zu bezeichnen. Sinneshaare, die einfachen Geisseln sehr ähneln, kommen bei Cnidariern vielfach vor (Fig. 57 *Anemonia*). Anders gestaltete Haare zeigen Fig. 16 (*Beroë*), Fig. 55 (*Cavia*); sie treten in der Ein- oder Mehrzahl auf und sind wohl immer Fortsetzungen der Neurofibrillen. Das Letztere gilt auch für die Plättchen (Fig. 63 *Carinaria*) und für die Stäbe (Fig. 61 *Pecten*, Fig. 60 Salamanderlarve), die jedoch bei *Rana* u. a. (Fig. 58) noch einen homogenen, axialen, lichtbrechenden Körper umschliessen. Auch in die Zapfen setzen sich die Neurofibrillen, bei *Rana* stark gewunden, fort.

Besonders interessant sind die extracytären Differenzierungen der Arthropodensehzellen, welche aus niedrigen Stiftchensäumen (Hesse; siehe im spez. Teil bei *Palämon*, Fig. 417), die sich, zu mehreren vereinigt, zu den sog. Rhabdomen zusammenfügen, bestehen. Jeder Saum wird als Rhabdomer bezeichnet.

Intracytäre Differenzierungen. Diese treten in sehr verschiedener Form auf; es scheinen sich an ihrer Bildung meist sowohl Gerüst, als auch Zwischensubstanz zu beteiligen. Ein paar Beispiele seien herausgegriffen. Bei *Arca* (Fig. 62) ist der distale Zellabschnitt verdichtet; bei den Kolbenzellen von *Ammocoetes* eine mächtige dichte Rinde, mit nachweisbaren Fäden, in Umgebung der axial gelegenen Neurofibrille entwickelt (Fig. 64). Bei *Pseudobranchellion* liegt eine Art Glaskörper mit radiärgestreiftem (fädigem?) Randsaum vor (Fig. 56). Bei *Euplanaria* (Fig. 53) und *Amphioxus* findet sich ein distaler intracellulärer Stiftchensaum, in den, wie es scheint, die Neurofibrillen eingehen.

Nervenzelle (Neurocyte).

Lage der Zellkörper basiepithelial, subepithelial oder in der Tiefe (profund), Lage der zum Teil enorm langen Fortsätze sehr verschieden; stets ohne extra- und intracytäre Differenzierung, dagegen mit weit ausgebreiteten Fortsätzen (Nervenfasern); Funktion der Reizübertragung.

Lage. Die Nervenzellen und -fasern liegen einzeln verstreut in lockeren Geflechten (Plexus) oder dicht gehäuft in mehr oder weniger selbständigen Centren; die Fasern bilden, spez. bei Existenz von Centren, von diesen ausstrahlende oder zu ihnen hinführende Nerven, in denen Zellkörper fehlen oder nur vereinzelt vorkommen (z. B. bei den Würmern). Plexus, Nerven und Centren kommen basiepithelial im Ektoderm (bez. Epiderm), im Entoderm der Cnidarier, im peritonealen Endothel der Asteroiden, sowie profund in mannigfaltiger Verteilung vor.

---

[1]) Die Bezeichnung „Stäbchen“ wird in diesem Buche auf kurze, steife, extracytäre Fortsetzungen der einzelnen Sarcfäden an nicht perceptorisch thätigen Zellen (z. B. Nähr- und Nierenzellen) beschränkt.

Form. Die Form der Zellen wird durch die Zahl der vom Zellkörper abzweigenden Fortsätze bedingt. Zellen mit einem Fortsatz (unipolar) sind gewöhnlich kolbenförmig (Fig. 65 *Hirudo*); Zellen mit

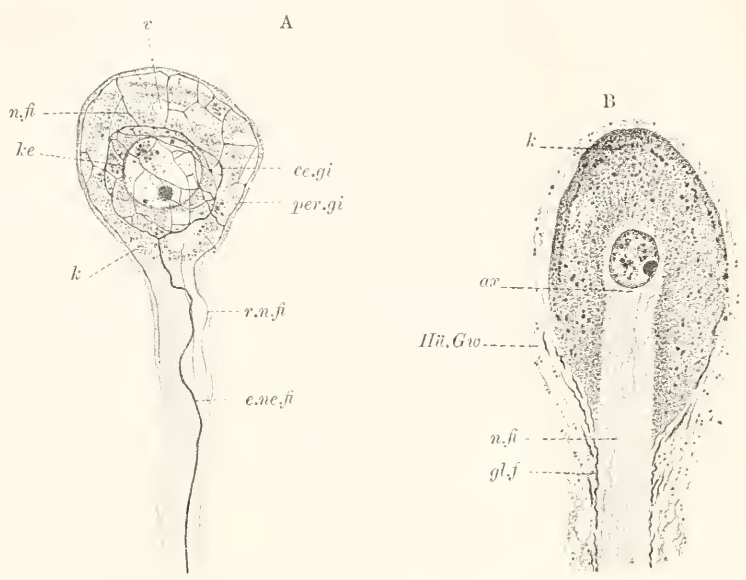


Fig. 65. *Hirudo medicinalis,* Nervenzellen, A kleiner, B grosser Typus. *ke* Kern, *ax* Axonursprung, *n.fi* Neurofibrillen, *k* Neurochondren, *r.* und *e.n.fi* receptorische und effektorische Neurofibrille, *ce.* und *per.gi* centrales und peripheres Zellgitter, *gl.f* Gliafasern, *Hü.Gw* Hüllgewebe. A nach APATHY und eigenen Präparaten.

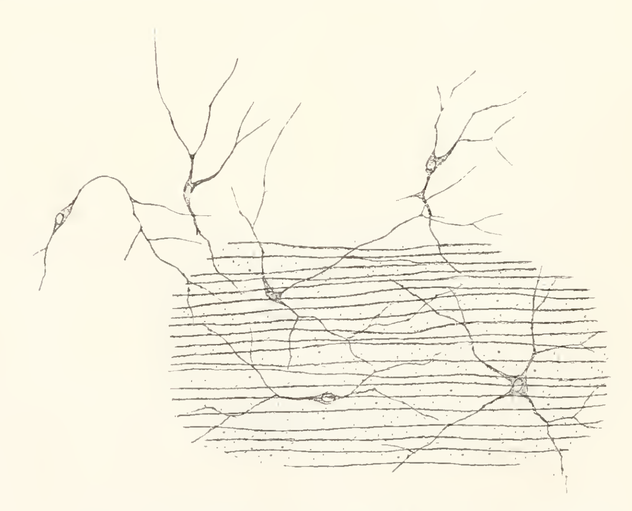


Fig. 66. *Hydra fusca,* ektodermaler Nervenplexus. Nach K. C. SCHNEIDER. Die parallelen Linien stellen die Längsmuskelfasern auf der Stützlamelle dar.

zwei Fortsätzen (bipolar) spindelig (Fig. 66 *Hydra*). Zellen mit mehreren Fortsätzen (multipolar) (Fig. 67 Salamanderlarve) unregelmässig be-

grenzt. Die Fortsätze erscheinen bei den niederen Coelenteriern und bei den Ctenophoren gleichartig (Fig. 68 Actinie, Fig. 69 Ctenophore); auch gewisse, noch genauer zu studierende unipolare Zellen der Spinalganglien von Säugern lassen nur gleichbeschaffene, im Ganglion endende, Zweige des Fortsatzes erkennen. In den übrigen Fällen ist ein Fortsatz, der den Reiz ableitet (Effektor) von den übrigen, welche Reize zuleiten (Receptoren) zu unterscheiden (Fig. 70). Falls die Zelle unipolar ist, treten die Receptoren an den Anfangsteil des Effektors, der hierdurch eine Strecke weit zum gemischten Fortsatz wird, heran; auch bei multipolaren Zellen kann der Effektor erst in einiger Entfernung von einem gemischten Fortsatze sich sondern (siehe z. B. im spez. Teil bei *Ammocoetes*).

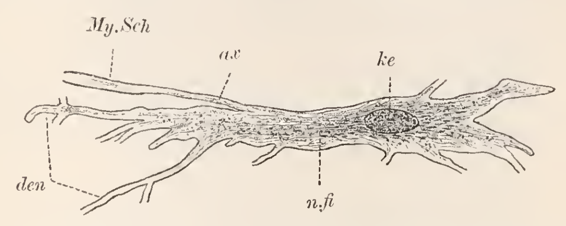


Fig. 67. *Salamandra maculosa,* Larve, kolossale Nervenzelle der Acusticusregion (sog. MAUTHNERsche Zelle). *ke* Kern, *n.fi* Neurofibrillen, *den* Dendriten. *ax* Axon, *My.Sch* Myelinscheide.

Die Nervenzellen werden eingeteilt nach den Beziehungen ihrer Effektoren zu anderen Elementen. An den Muskelfasern enden die Effektoren der motorischen Zellen, an den Drüsenzellen die der sekretorischen Zellen, in Berührung mit anderen Nervenzellen oder mit deren receptorischen Fortsätzen die der sensorischen Zellen. Unter letzteren bezeichnet man speziell als sensible Zellen peripher gelegene Elemente, deren Effektor zum Centrum verläuft; die sensiblen Zellen werden als selbständig gewordene Glieder von Sinnesnervenzellen, die demnach phylogenetisch in Sinneszellen und sensible Zellen zerfallen wären, aufgefasst (RETZIUS). Im allgemeinen deutet man die Nervenzellen als in die Tiefe gesunkene Sinneszellen, für welche Ansicht direkte Uebergänge zwischen beiden Zellarten bei den Hydroiden (Gebr. HERTWIG) als Beweis anzuführen sind.

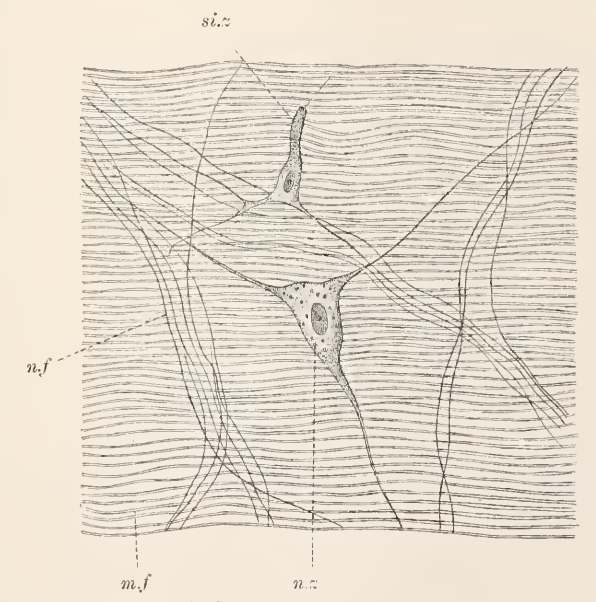


Fig. 68. *Anthea cereus,* Nervenplexus von einem Septum. Nach Gebr. HERTWIG. *si.z* Sinneszelle, *n.z* Nervenzelle, *n.f* Nervenfaser, *m.f* Muskelfaser.



Fig. 69. *Cydippe hormiphora,* Nervenplexus des Epiderms und subepitheliale Muskelfasern. Nach R. HERTWIG. *n.z* Nervenzelle, *m.f* Muskelfaser, *ke* Kern, *v* Vakuole.

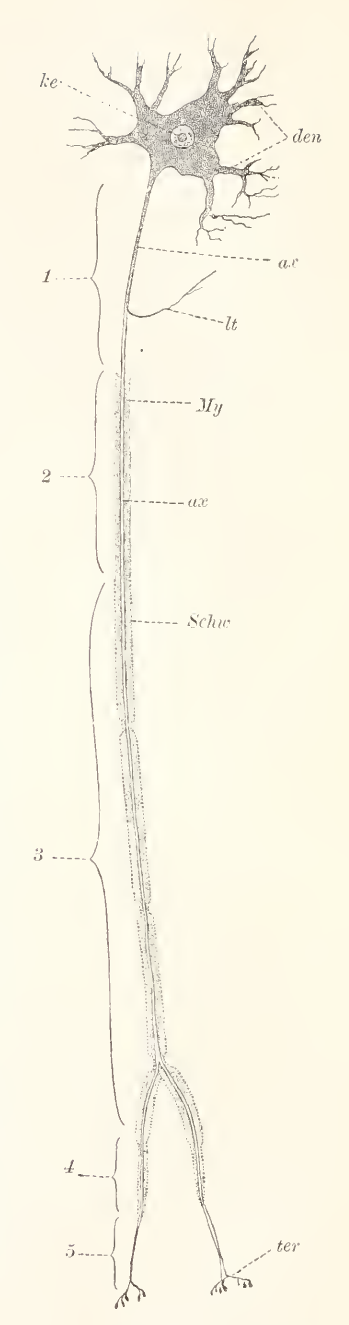


Fig. 70. Schema einer Vertebratennervenzelle. *ke* Kern, *den* Dendriten, *ax* Axon, *lt* Laterale, *ter* Terminalen, *My* Myelinscheide, *Schw* SCHWANN'sche Scheide, die Unterbrechungen der Myelinscheide (RANVIER'sche Einschnürungen) sind nicht bezeichnet, *1* und *2* Verlauf des Axons im Mark, *3*—*5* peripherer Verlauf, *1, 4* und *5* Strecken ohne Myelinscheide, *1* und *5* Strecken ohne SCHWANN'sche Scheide. Nach STÖHR.

Die Effektoren sind charakterisiert durch meist enorme Länge, durch geringe Neigung zur Verästelung und Kürze der Zweige, durch spezifische Struktur (siehe unten) und die oft spezifische Form der Scheiden (siehe Bindezelle). Die Receptoren sind charakterisiert durch meist geringe Länge, reiche Verästelung und durch Uebereinstimmung in Struktur und Umhüllung mit den Zellen. Nach diesen Differenzen unterscheidet man die Effektoren als Axone von den Receptoren als Dendriten; die Seiten- und Endzweige der Axone heissen Lateralen und Terminalen. Unter den Dendriten sind wieder Cytodendriten, die an den Zellkörper, und Axodendriten, die an gemischte Fortsätze herantreten, auseinander zu halten.

Die Unterschiede sind oft verwischt. Axone können kurz und reich verästelt sein (z. B. GOLGI'scher Typus der Vertebratenzellen, Fig. 71); andererseits besitzen viele sensible Zellen, z. B. Spinalganglienzellen der Vertebraten, einen einzigen receptorischen Fortsatz, der als Axon ausgebildet ist (receptorischer Axon) und in freie oder umscheidete Terminalen (recepto-

rische Terminalen, bei Vertebraten vielfach in Endkörperchen eingeschlossen) ausläuft. Receptorischer und effektorischer Axon entspringen am Zellkörper meist gemeinsam als gemischter Fortsatz.

Verband. Die Nervenzellen stehen untereinander durch die Faserenden in Zusammenhang, berühren sich im übrigen nicht und liegen entweder frei zwischen den basalen Teilen der Epithelzellen (z. B. Cnidarier), oder frei innerhalb der Fasermassen der Centren (z. B. Echinodermen und Enteropneusten) oder sind von lockerem (Fig. 78 *Helix;* graue Substanz der Vertebraten) oder scheidenartigem (Fig. 79 *Astacus*)

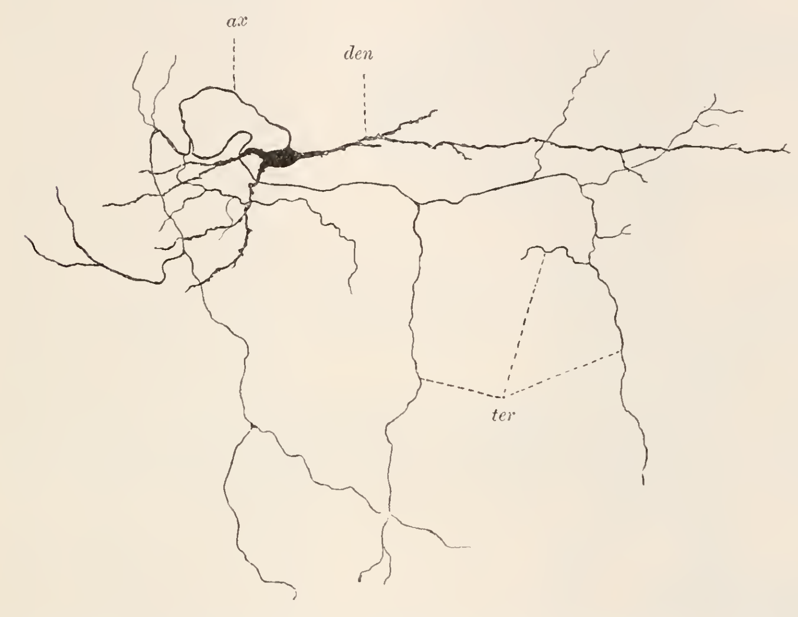


Fig. 71. *Homo,* Schaltzelle vom Golgi'schen Typus aus dem Dorsalhorn des Rückenmarks. Nach LENHOSSEK. *ax* Axon, *den* Dendrit, *ter* Terminalen.

Hüllgewebe umgeben. Die Verbindung der Faserenden verschiedener Zellen ist in mehreren Fällen als eine direkte, nicht bloss durch Kontakt bewirkte, erwiesen worden.

Sarc. Das Sarc besteht aus Neurofibrillen, die in einer hellen, meist körnchenhaltigen Zwischensubstanz sich lose oder unter gitterartiger Verbindung verteilen. Eine membranartige Verbindung der peripheren Fibrillen fehlt wohl stets. Die Neurofibrillen finden sich sowohl im Zellkörper, als auch in sämtlichen Fortsätzen, entweder als Elementarfibrillen oder als verklebte Bündel solcher. Sie sind glatt begrenzt und verlaufen leicht oder stark spiral gewunden. Durch vitale Methylenblaufärbung, Vergoldung und komplizierte Behandlung mit Toluoidin (BETHE) etc., manchmal durch einfache Durchfärbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin, können die Fibrillen differenziert dargestellt werden. Eisenhämatoxylin schwärzt die Fibrillen nur selten (Fig. 72 *Lumbricus*); oft treten sie, vor allem in den Axonen, ohne besondere Färbung deutlich hervor (Fig. 73 *Carmarina*).

In den Fasern verlaufen die Fibrillen längs und sind in den Axonen (Fig. 65 *Hirudo*, Fig. 72 *Lumbricus*) oft derbe Bildungen, neben

denen wohl immer zartere vorkommen. In den Zellen lösen sich die dickeren Fibrillen, wenn vorhanden, in Elementarfibrillen auf, die entweder sich locker durchflechten oder für kürzere Strecken andere Verbindungen eingehen und derart Gitter bilden, von denen gelegentlich ein äusseres, in welches die receptorischen Fibrillen eintreten, und ein inneres, aus dem die effektorischen Fibrillen entspringen, zu unterscheiden sind (Fig. 65 *Hirudo*). Beide Gitter stehen untereinander in Verbindung. Isoliert verlaufen die Elementarfibrillen in den Fasern und Zellkörpern bei den Vertebraten und bilden in letzteren nur lose Geflechte (Fig. 74 Säuger). Der Unterschied der Gitter zu den Geflechten beruht jedenfalls nur in inniger Verklebung der Fibrillen in ersteren, nicht aber in einer völligen Verschmelzung. Diese müsste eine direkte Uebertragung der Reize zwischen parallel laufenden Fibrillen zur Folge haben, was nicht sehr wahrscheinlich ist. Die hier vertretene Anschauung gestattet es, um eine präzise Benennung zu erzielen, ganz im allgemeinen von Zellgittern zu reden, auch wenn lose Geflechte vorliegen. In den Zellgittern findet eine Umschaltung der Fibrillen statt, wodurch sich die Ausbreitung eines Reizes, der von einer Faser dem Zellkörper übermittelt wird, auf alle übrigen Fortsätze ergibt.

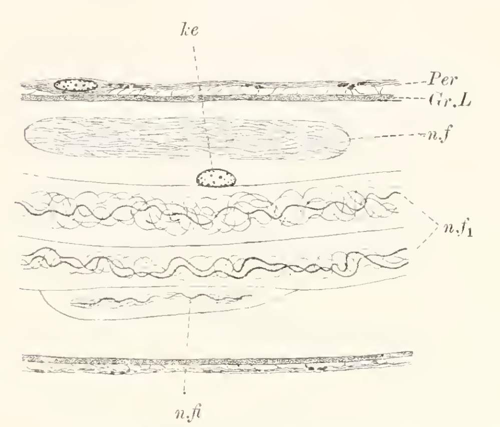


Fig. 72. *Lumbricus terrestris*, Lateralnerv längs geschnitten. *n.fi* Neurofibrille, *n.f* Faser mit gleichmässig zarten Neurofibrillen, $n.f_1$ desgl. mit einzelnen starken Fibrillen, *ke* Kern der Scheide, *Per* Peritoneum, *Gr.L* Grenzlamelle.



Fig. 73. *Carmarina hastata*, unipolare Nervenzelle. Nach K. C. SCHNEIDER. Zeigt den Verlauf der Neurofibrillen.

Die Verästelung einer Faser führt vielleicht immer bis zur völligen Auflösung derselben in die Elementarfibrillen, die entweder mit ihren Enden direkt an die gleichbeschaffenen Fortsatzenden anderer Nerven-

zellen stossen oder mit anders gearteten Zellen, z. B. Muskelzellen, Drüsenzellen etc., zusammenhängen (Innervierung). Für die Berührung mit Faserenden, die vorwiegend in den Centren (Pilen) stattfindet, ist direkte Verschmelzung der beiderseitigen Enden beobachtet worden. Bei der Berührung mit Muskelfasern sollen die Elementarfibrillen aus einer Endanschwellung der Terminalen austreten und zwischen die Myofibrillen der Muskelfaser eindringen; hier werden sie unsichtbar, enden also jedenfalls (Apathy, Fig. 75). Die Beobachtung macht eine direkte Innervation der Myofibrillen, ohne Vermittlung der Zwischensubstanz, wahrscheinlich und legt zugleich den Gedanken nahe, der auch durch den Nachweis, dass die Zwischensubstanz der Nervenzellen nicht leitet, gestützt wird, dass die Reizleitung ganz im allgemeinen, in allen Zellarten, an das Gerüst gebunden ist und in den Nervenzellen durch spezifische Aus-

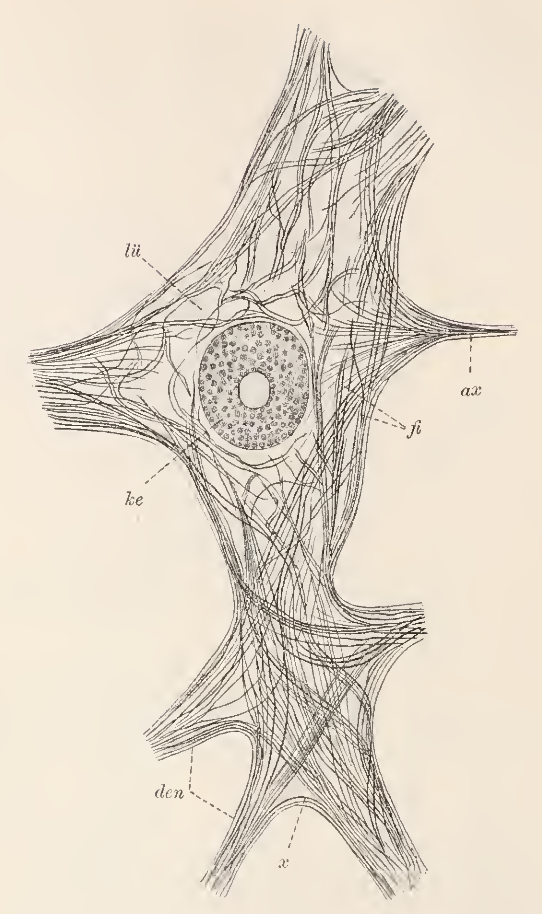


Fig. 74. *Homo*, Ventralhornzelle nach Lösung der Neurochondren. *fi* Neurofibrillen, *x* desgl., aus einem Dendrit (*den*) in einen anderen eintretend, *ax* Axon, *lü* Lücken an Stelle der Neurochondren, *ke* Kern. Nach Bethe.

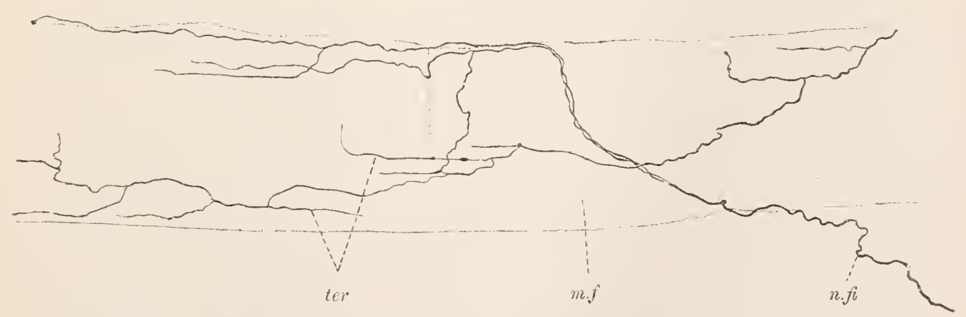


Fig. 75. *Pontobdella,* Innervierung einer Ringmuskelfaser des Darms. Nach Apathy. *m.f* Muskelfaser, *n.fi* Neurofibrille, *ter* Endigungen (?) derselben.

bildung des Gerüstes nur begünstigt erscheint (siehe weiteres bei Zelle).

Durch die direkte Verbindung der Faserenden in den Centren werden die Zellgrenzen verwischt und wird derart ein sog. Elementargitter gebildet, dessen einzelne Teile sich bestimmten Zellen zuordnen, aber nicht scharf von einander abzugrenzen sind. Das Elementargitter ist ein Schaltapparat, ähnlich dem Zellgitter. Viele Fibrillen durchlaufen nur das Elementar-, nicht das Zellgitter, da sie durch seitliche Zweige in stärkere Fasern eintreten, diese aber wieder vermittelst anderer Zweige verlassen. Wie Fig. 76 von *Velella* lehrt,

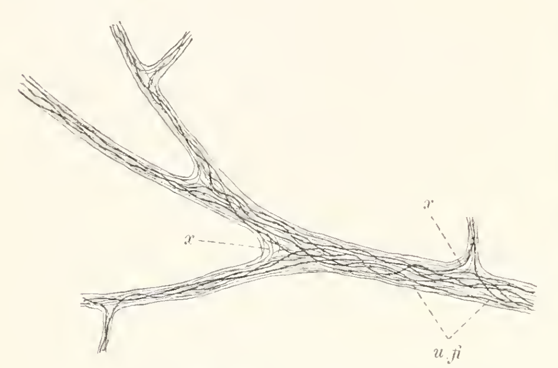


Fig. 76. *Velella spirans*, verzweigte Nervenfaser. Nach K. C. SCHNEIDER. *n.fi* Neurofibrillen, *x* desgl., die aus einem Faserzweig in einen anderen treten, also den Zellkörper nicht passieren.

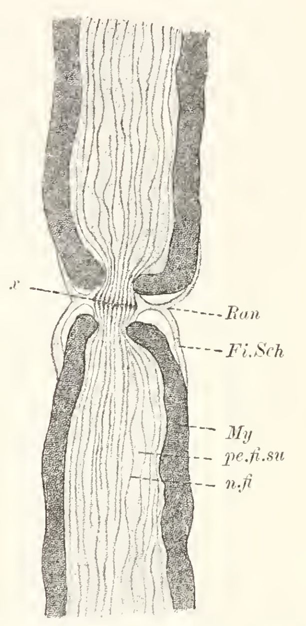


Fig. 77. *Rana esculenta*, RANVIER'sche Einschnürung einer myelinscheidigen Nervenfaser. Nach BETHE und MÖNCKEBERG. *Ran* RANVIER'sche Einschnürung, *Fi.Sch* Fibrillenscheide (die parallele innere Linie ist die SCHWANN'sche Scheide), *My* Myelinscheide, *n.fi* Neurofibrillen, *pe.fi.su* Perifibrillärsubstanz, *x* intersegmentale Platte.

scheint diese verkürzte Reizübertragung schon den niederen Metazoen zuzukommen, denn aus dem Verlaufe einzelner Neurofibrillen in der Figur kann man schliessen, dass sie das Zellgitter nicht passieren.

Centrochondren sind bis jetzt nur in wenigen Arten von Nervenzellen aufgefunden worden. Ihre Zahl, Lage und Beziehung zum Gerüst bedarf noch genauerer Untersuchung.

Das Hyalom zeigt eine sehr bemerkenswerte Beschaffenheit. Gewöhnlich ist in den Zellkörpern und in den Dendriten ein reich entwickeltes Chondrom vorhanden, das in erster Linie von basophilen Körnern, die als Neurochondren (sog. NISSL'sche Körner) zu bezeichnen und als Trophochondren zu deuten sind, gebildet wird. Die Anordnung der Neurochondren ist, entsprechend der des Gerüsts, oft eine deutlich konzentrische (Fig. 78 *Helix*), in anderen Fällen weniger regelmässig; manchmal bleibt eine periphere Sarczone frei von ihnen; bei vielen Zellen, besonders niederer Metazoen, werden sie ganz vermisst oder kommen nur spärlich vor. Auch in ein und derselben Zellart schwankt ihre Menge (siehe weiteres bei Zelle). Dem Axon fehlen sie, sowie ferner häufig einer Körperzone an der Ur-

sprungsstelle des Axons (Ursprungskegel, Fig. 80); bei *Astacus* setzt sich der Kegel als scharf markierte Zone bis zur opponierten Kernseite fort (Fig. 79). Neben den Neurochondren kommen auch vielfach runde fettartige Körner (Fig. 78 *Helix*, Fig. 81 *Periplaneta*)

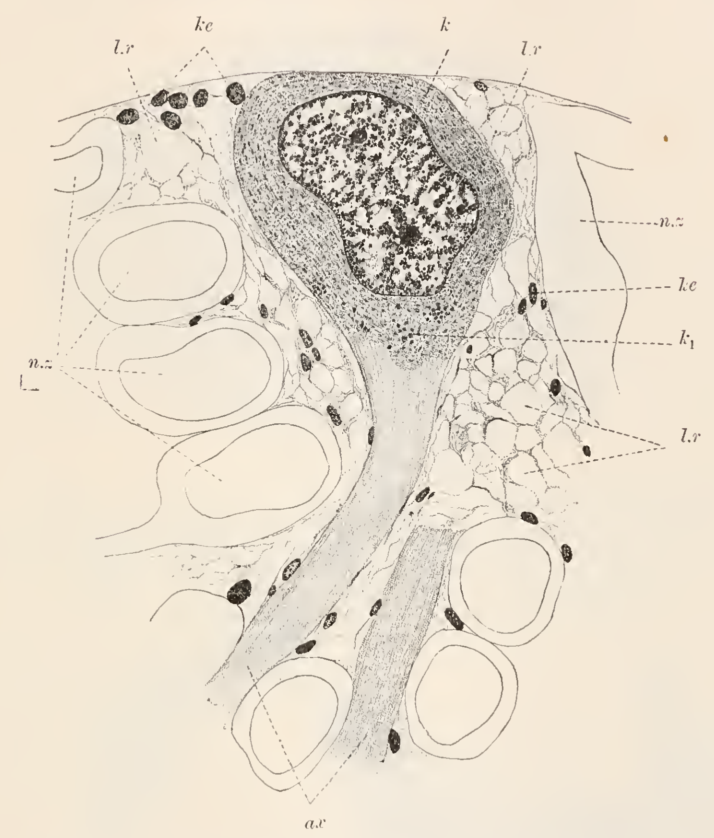


Fig. 78. *Helix pomatia*, Unterschlundganglion, Nervenzelle in situ. *k* konzentrisch zwischen den Neurofibrillen verteilte Neurochondren, k_1 grössere Körner anderer Art, *n.z* Nervenzellen, nur Umrisse derselben und der Kerne angedeutet, *ax* Axone, *ke* Kerne des Hüllgewebes, *l.r* Lymphspalten desselben.

vor, die bei Vertebraten, z. B. in den motorischen Vorderhornzellen, mit zunehmendem Alter sich immer reicher anhäufen und durch Pigmente gefärbt werden. Fettartige Körner kommen auch im Anfangsteil des Axons, z. B. bei *Astacus*, vor. Die übrige Substanz des Hyaloms ist homogener, flüssiger Beschaffenheit. Im Axon und Ursprungskegel desselben erscheint sie etwas anders beschaffen als im Zellkörper und wird als Perifibrillärsubstanz unterschieden. Als Lymphe kann sie nicht direkt aufgefasst werden, da lymphhaltige Kanälchen, die sich mit gewöhnlichen Methoden nicht färben, leicht unterscheidbar im Sarc, oft in grosser Menge, vor allem bei Vögeln, vorkommen und auch dem Anfangsteil des Axons, sowie dem Ursprungskegel, nicht ganz abgehen (Fig. 82 *Helix*, bei *Petromyzon*). Beispiele von Kanälchen in den Zellkörpern zeigen Fig. 65 (*Hirudo*), Fig. 81 (*Periplaneta*),

Fig. 84 (*Lumbricus*), Fig. 83 (*Gallus*). In Fig. 85 von *Lepus* (Spinalganglienzelle) sind die Kanälchen durch Versilberung geschwärzt. Sie

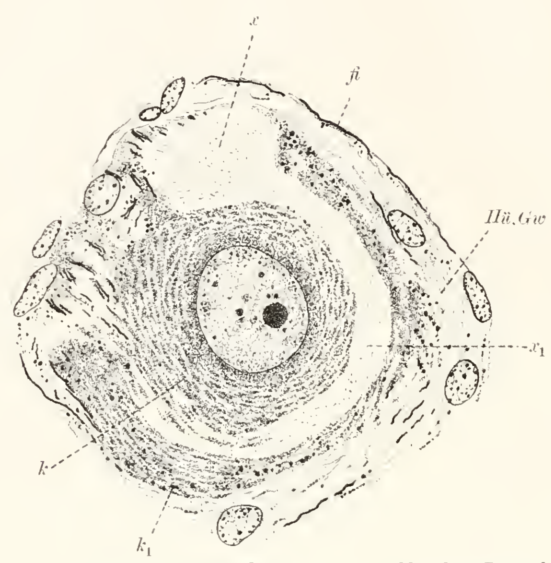


Fig. 79. *Astacus fluviatilis,* Nervenzelle des Bauchmarks. *x* Ursprungsstelle des Axons. x_1 Fortsetzung des axonalen Gewebes in den Zellkörper, *k* konzentrisch geordnete Neurochondren, k_1 grössere, fettartige Körner, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *fi* schwärzbare Fibrillen desselben.

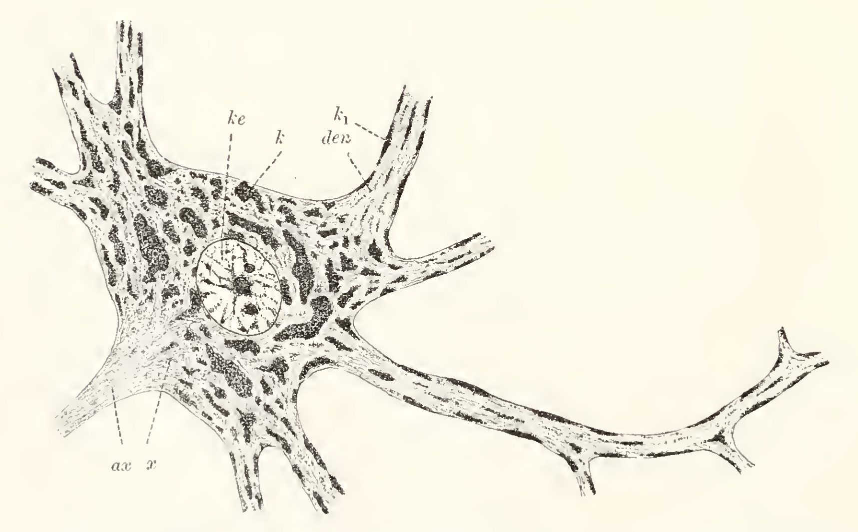


Fig. 80. *Lepus cuniculus,* motorische Nervenzelle des Rückenmarks. *ke* Kern, *den* Dendrit, *ax* Axon, *x* Ursprungsstelle desselben, *k* Neurochondren (Nissl'sche Körner), k_1 desgl., spindelförmig.

hängen direkt mit Lymphspalten des umgebenden Bindegewebes zusammen. In vielen Fällen sind sie von einer dünnen acidophilen

Wandung umgeben, in der wir wohl einen spezifischen Teil des Chondroms, feinste Granulationen, die jugendliche Neurochondren vor-

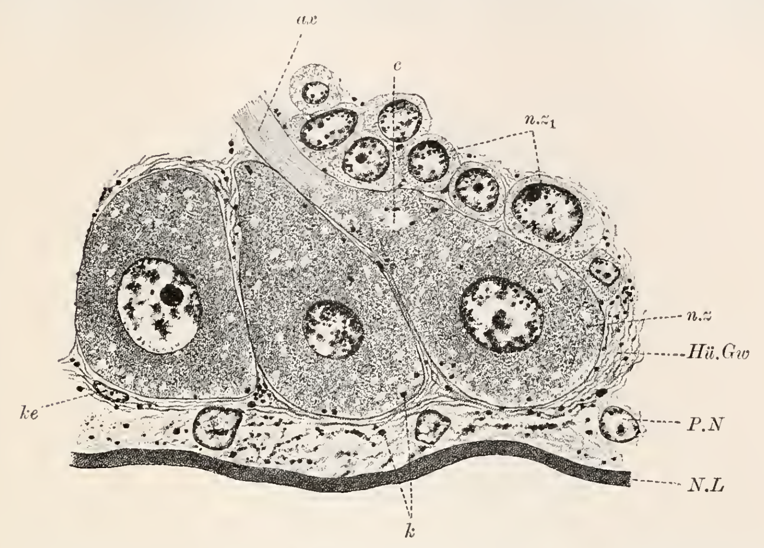


Fig. 81. *Periplaneta orientalis*, Stück aus einem Ganglion des Bauchmarks. *n.z*, $n.z_1$ grosse und kleine Nervenzellen, *ax* Axon, *c* Kanälchen, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *ke* Kern desselben, *P.N* Kern des Perineuriums, *N.L* Neurallamelle, *k* Körner fraglicher Bedeutung.



Fig. 82. *Helix pomatia*, grosse Nervenzelle aus Unterschlundganglion, teilweis dargestellt, Kern hell. *ax* Axon, *c* Kanälchen, *ke* Kern einer eingewanderten Hüllzelle (*hü.z*), *k* Körner.

stellen (siehe bei Zelle), nicht aber, wie HOLMGREN will, fremdes Gewebe (Hüllgewebsfortsätze), zu sehen haben. Die Lymphe ist

gelegentlich gleichfalls erfüllt von Granulationen unbekannter Bedeutung (Fig. 84). Die Kanälchen finden sich am reichsten in Zellen, die auch an Neurochondren reich sind und erscheinen wie diese im ganzen Sarc verteilt oder fehlen einer peripheren Zone desselben.

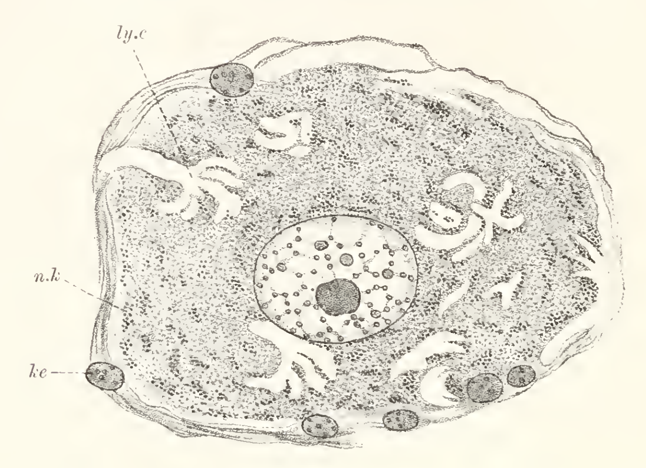


Fig. 83. *Gallus domesticus*, Spinalganglienzelle. Nach HOLMGREN. *ly.c* Lymphkanälchen, *n.k* Neurochondren, *ke* Kern des Hüllgewebes.

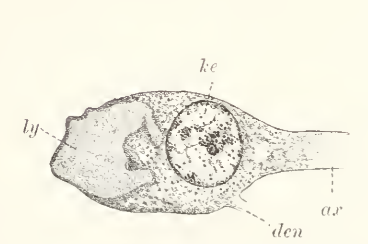


Fig. 84. *Eisenia* (*Lumbricus*) *rosea*, Nervenzelle aus Bauchmark. *ke* Kern, *ax* Axon, *den* Dendrit, *ly* Saft-(Lymph-)kanälchen.

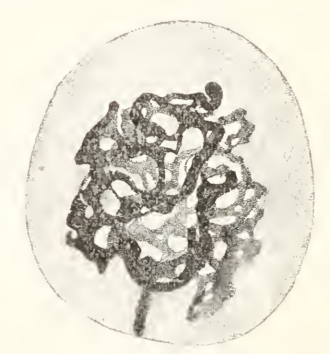


Fig. 85. *Lepus cuniculus*, Spinalganglienzelle, nach der Golgi'schen Methode behandelt. Nach HOLMGREN.

Vielfach dringen in die Nervenzellen auch fibrilläre Fortsätze der umgebenden Hüllzellen (Fig. 79 *Astacus*, siehe genaueres im spez. Teil), sowie gelegentlich ganze Hüllzellen selbst ein (Fig. 82 *Helix*). Besonders reich kommen diese Einwucherungen in den riesigen Spinalganglienzellen von *Lophius* vor. Indessen liegen diese Zellen und Zellfortsätze in den Kanälchen, bilden nicht deren Wandung.

Gliazelle.

Von stützzellartigen Deckzellen sich ableitende verästelte Zellen, selten noch in epithelialer Lage, zumeist in die Tiefe gesunken; immer an das Nervensystem gebunden; Stützfunktion.

Lage. Die Gliazellen kommen nur im Nervensystem vor. Sie liegen entweder an der Peripherie der Nervenfaserstränge und umgürten und durchflechten dieselben mit ihren Fortsätzen, den Glia-



Fig. 86. *Helix pomatia,* Stück aus einem Connectivanschnitt. *ke* Kerne von Gliazellen, *gl.fi* Gliafibrillen, ke_1 Kerne von Hüllzellen, *n.f* Nervenfasern (nicht ausgeführt).

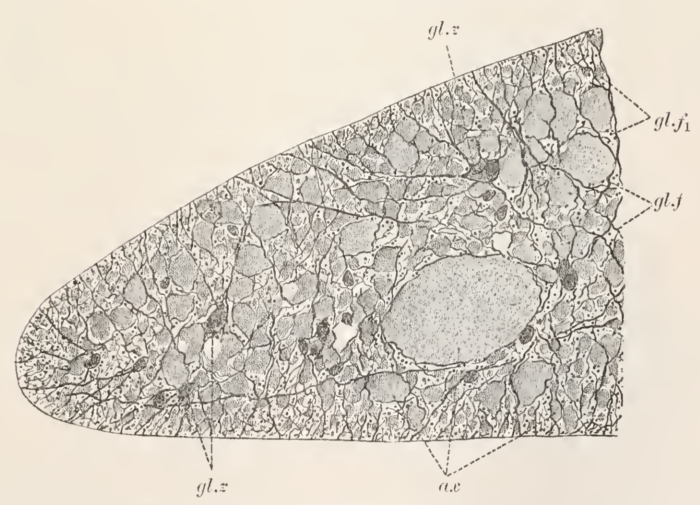


Fig. 87. *Ammocoetes,* Teil des Rückenmarks quer. *gl.z* Gliazellen, *gl.f* Gliafasern, $gl.f_1$ desgl. quer, *ax* Axone.

fasern (Fig. 86 *Helix*), oder sie liegen innerhalb der nervösen Centren (Fig. 87 *Ammocoetes*) und vielfach auch der Nerven (Fig. 88 *Amphioxus*). Als ursprüngliche, zu den Stützzellen (siehe bei Deckzellen) überleitende

Formen sind jene Gliazellen anzusehen, deren Zellkörper die Epitheloberfläche erreicht, was bei epithelialer Lage des Nervensystems der Fall sein kann (Fig. 90 *Sigalion*, Fig. 89 *Synapta*).

Form. Charakteristisch ist ein kleiner Zellkörper mit meist meh-

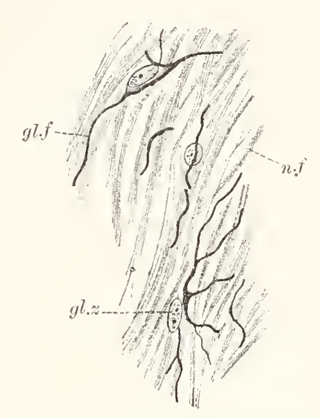


Fig. 88. *Amphioxus lanceolatus*, ventrale Nervenwurzel. *n.f* Nervenfasern (motorisch), *gl.z* Gliazelle, *gl.f* Gliafaser.

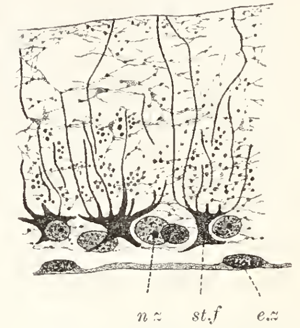


Fig. 89. *Synapta inhärens*, profunder Nervenstreifen vom Fühler. *e.z* Epithelzelle von der nichtnervösen Wand des Epineuralkanals, *st.f* Stützfaser einer epithelialen Gliazelle, sich in Gliafasern auflösend, *n.z* Nervenzelle.

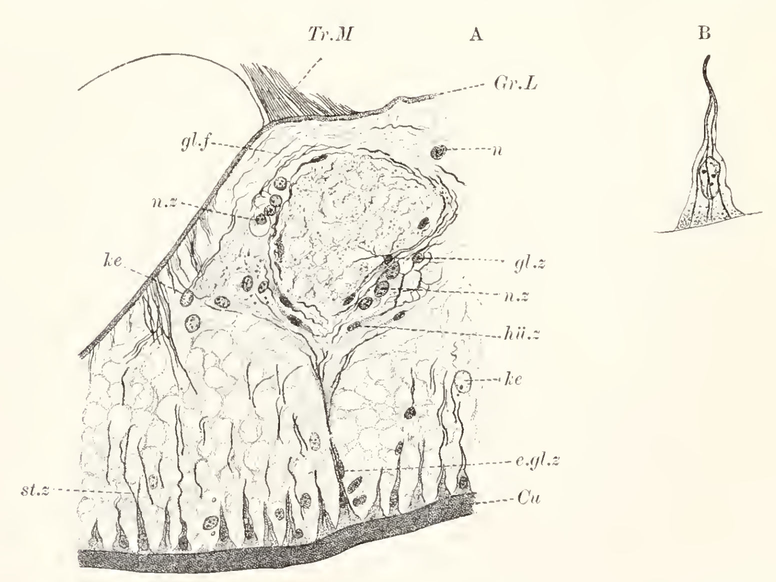


Fig. 90. *Sigalion squamatum*, A halber Querschnitt des Nervenstreifens, B distales Ende einer Stützzelle stärker vergrössert. *Cu* Cuticula, *st.z* Stützzelle, *e.gl.z* epitheliale Gliazelle, *gl.z* Gliazelle, *gl.f* Gliafaser, *n.z* Nervenzelle, *hü.z* Hüllzelle aus der unmittelbaren Nachbarschaft der Ganglienhälfte, *ke* Kerne von Hüllzellen des Epiderms, *Gr.L* Grenzlamelle, *Tr.M* Transversalmuskulatur.

reren langen, typisch ausgebildeten Fortsätzen, den Gliafasern (Fig. 91 *Lumbricus*, Fig. 92 *Lepus*). Selten ist der Zellkörper von beträchtlicher Grösse (Fig. 93 *Hirudo*). Die epithelialen Gliazellen

senden bei tiefer Lagerung des Kerns einen Fortsatz zur Epitheloberfläche (Fig. 90 *Sigalion*, Fig. 94 *Gordius*); die Endigung desselben ist nicht in allen Fällen bekannt. Die Gliafasern zeigen nur geringe Neigung zur Verästelung (Fig. 87 *Ammocoetes*); die Verästelung findet

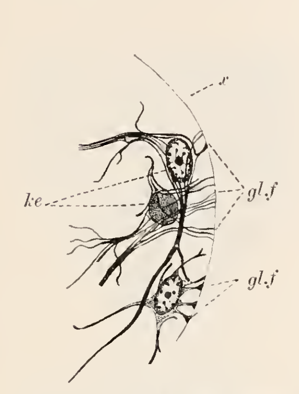


Fig. 91. *Eisenia (Lumbricus) rosea*, Gliazellen des Bauchmarks. *ke* Kerne, *gl.f* Gliafasern, *x* Grenzlinie eines Nervenfaserstrangs und des Nervenzellbelags.

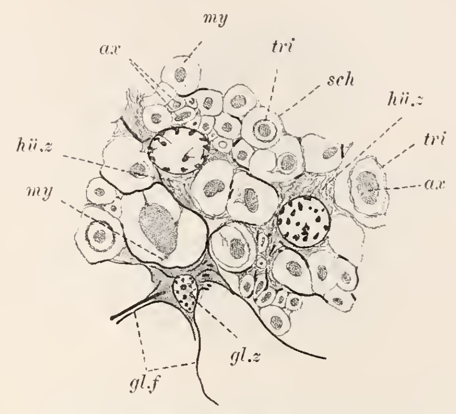


Fig. 92. *Lepus cuniculus*, Partie aus der weissen Substanz des Rückenmarks. *ax* Axone, *hü.z* Hüllzellen, *sch* unscharf begrenzte Scheiden, vom Hüllgewebe gebildet, *my* Myelinreste (Fixierung mit PERENYI'scher Flüssigkeit), *gl.z* Gliazelle, *gl.f* Gliafasern, *tri* Trichteranschnitte.

im allgemeinen in der Nähe des Zellkörpers statt (Fig. 91 *Lumbricus*, Fig. 86 *Helix*). Die Fasern sind dünn, starr und verlaufen gestreckt oder schwach gewunden.

Verband. Zellkörper und Fasern erscheinen immer durchaus selbständig; selten vereinigen sich letztere, aber auch nur für kürzere Strecken, zu Bündeln. Die Fasern inserieren an der bindigen Umhüllung der Nervencentren (Fig. 87 *Ammocoetes*) oder an bindigen Einlagerungen derselben (z. B. an Gefässen); doch kommen auch freie Endigungen vor (Fig. 95 *Euplanaria*).

Sarc. Alle Fäden sind zu Stützfibrillen differenziert, zwischen welchen in den Zellkörpern eine spärliche Zwischensubstanz, meist ohne eingelagerte Körner, vorhanden ist. Die Fibrillen verlaufen am Zellkörper meist sämtlich peripher (Fibrillenmantel) und strahlen von einem Fortsatz in einen anderen ein (Fig. 91 *Lumbricus*, Fig. 92 *Lepus*); in den Fortsätzen, die nur aus Fibrillen bestehen, sind sie innig verklebt, so dass der Fortsatz

Fig. 93. *Hirudo medicinalis*, Connectivquerschnitt. *gl.z* Gliazelle (sog. Connectivzelle), *gl.f* septenartig gestellte Gliafasern, *n.f* Nervenfasern, *ke* Kern einer Hüllzelle.

als homogene Faser erscheint (Gliafaser). An den riesigen Gliazellen der Hirudineen ist im Zellkörper die Zwischensubstanz reichlich entwickelt, enthält auch Körner, und die Fibrillen durchsetzen zum grossen Teil den Zellkörper (Fig. 93 *Hirudo*). Sie sind glatt begrenzt

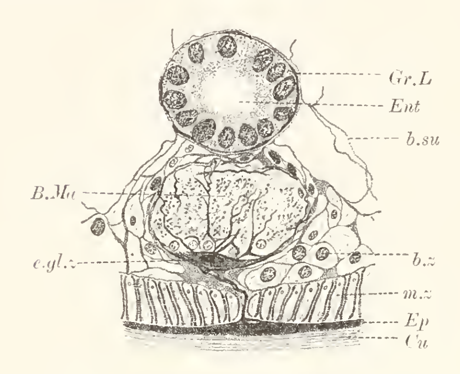


Fig. 94. *Gordius aquaticus*, ventrales Stück eines Querschnitts. *Ent* Enteron, *Gr.L* Grenzlamelle desselben, *B.Ma* Bauchmark, *Ep* Epiderm, *Cu* Cuticula, *e.gl.z* epitheliale Gliazelle, *m.z* Muskelzelle, *b.z* nach Art eines peritonealen Endothels angeordnete Bindezellen, *b.su* Bindelamellen.

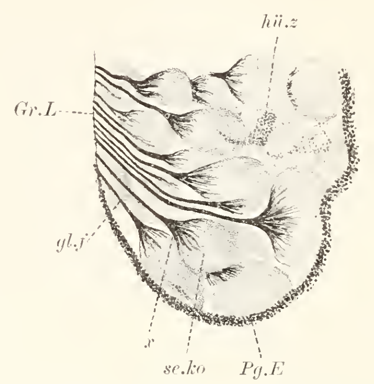


Fig. 95. *Euplanaria gonocephala*, Stück eines Augenschnittes. *Gr.L* Grenzlamelle, *Pg.E* Pigmentepithel (angedeutet), *se.ko* Sehkolben, *gl.f* Gliafaser, *x* Endverästelung derselben, *hü.z* Hüllzelle (?)

und schwärzen sich intensiv mit Eisenhämatoxylin, stimmen also durchaus überein mit den Fibrillen der Deckzellen und sind demnach als modificierte Sarcfäden aufzufassen.

Die in den riesigen Gliazellen der Hirudineen vorkommenden Körner dürften Trophochondren vorstellen.

Nierenzelle (Nephrocyte).

Lage epithelial, vielfach profundoepithelial; mit oder ohne extra- und intracytäre Differenzierung (Wimpern, Stäbchen, Sekret); sekretorische, oft auch phagotische Funktion.

Lage. Die Nierenzellen bilden ausschliesslich das Epithel der Nierenkanäle und liegen hier entweder sämtlich euepithelial, oder zum Teil profundoepithelial (Solenocyten).

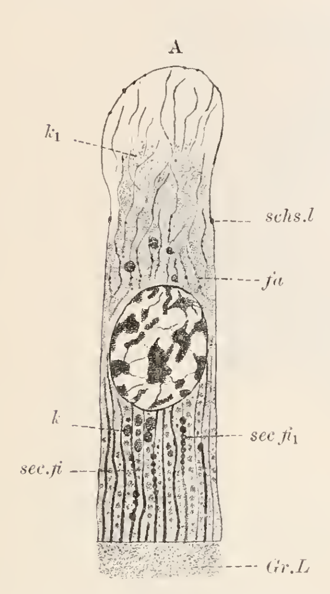
Form. Die Form wechselt ausserordentlich. Es giebt Zellen von cylindrischer (Fig. 96 *Astacus*), kubischer (Fig. 97 Salamanderlarve), röhrenförmiger Gestalt, bei letzterer mit einfach (Fig. 98 *Lumbricus*) oder kompliziert gestalteter (Fig. 101 *Hirudo*) Oberfläche (intracelluläres Kanallumen). Manche Zellen sind verästelt und setzen sich einseitig in eine lange, sehr dünne Kapillare fort (Solenocyten, Fig. 100 *Taenia*). *Glycera* (Fig. 99) zeigt kurze weite Kapillaren.

Verband. Bei euepithelialer Lage sind Schlussleisten und Intercellularlücken vielfach konstatiert (Fig. 97 Salamanderlarve); die Einfügung der Solenocyten ins Epithel bedarf noch näherer Untersuchung.

Sarc. Die Beschaffenheit des Sarcs ist in vielen Fällen noch ungenügend bekannt. Für Zellen mancher Nierenabschnitte (z. B. Trichter, Anfangskanäle, Harnblasen, Endkanäle) bleibt es oft fraglich, ob sie sekretorische Funktion ausüben oder zu den Deckzellen zu

rechnen sind. Gerüstfäden sind immer vorhanden, aber ihre Anordnung meist unbekannt; die Zwischensubstanz enthält vielfach Flüssigkeitsansammlungen; Körner fehlen oft.

In cylindrischen oder kubischen Zellen (Fig. 97 Salamanderlarve) verlaufen die Fäden in typischer Weise längs und zeigen eingefügte Desmochondren, durch welche Verklebungen der Fäden zu Vakuolenwandungen vermittelt werden. An der Oberfläche ist nicht selten eine schwärzbare Limitans ausgebildet (Fig. 101 *Hirudo*), deren Beziehung zum Gerüst wahrscheinlich, aber nicht sicher erwiesen ist. In röhrig ausgebildeten Zellen verlaufen die Fäden, die oft fibrillenartig erscheinen, in mannigfaltiger, nicht genau analysierter Weise. Betreffs der Fadenstruktur gelten die Mitteilungen bei Deck- und Nährzellen.



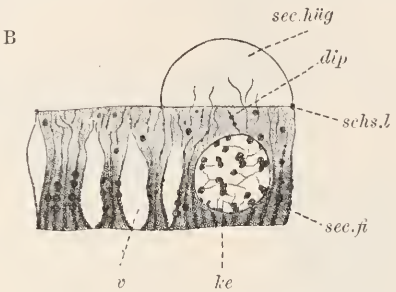


Fig. 96. *Astacus*, Nephrocyten von verschiedenen Stellen des Nephridiums. *sec.fi* Sekretfibrille, *sec.fi*$_1$ desgl., die Sekretkörner (*k*) in Ablösung begriffen, k_1 Sekretkörner in Lösung, *sec.hüg* Sekrethügel, *fa* Faden, *schs.l* Schlussleiste, *v* Vakuole, *ke* Kern, *Gr.L* Grenzlamelle, *dip* Diplochonder.

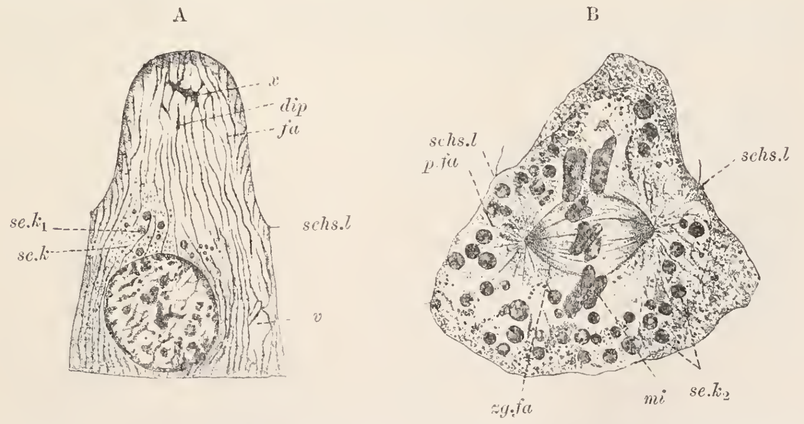


Fig. 97. *Salamandra maculosa*, Larve, Nierenzellen des Drüsenkanals, A mit wenig, B mit reifen Sekretkörnern (*se.k*$_2$), zugleich in Teilung begriffen, *se.k* junge, *se.k*$_1$ grössere Sekretkörner, *fa* Faden, *p.fa* Polfaden, *zg.fa* Zugfaden, *v* Vakuole, *dip* Diplochonder (die undeutliche Darstellung durch die Reproduktion bedingt), *x* Verklebungen der Fäden im Sekrethügel, *mi* Miten, *schs.l* Schlussleisten.

Wo Wimpern vorhanden sind, besteht das kinetische Centrum aus Basalkörnern (Fig. 102 *Cerebratulus*), die oft zu dichter Platte

(Basalplatte) zusammengedrängt sind (Fig. 100 *Taenia*). Centralwimpern entsprechen Diplochondren. In den anderen Fällen bleibt Ausbildung und Lage des Centrums unbekannt.

Intracytäre Differenzierung (Sekret). Die Zwischen-



Fig. 98. *Eisenia (Lumbricus) rosea*, Querschnitt des Wimperkanals des Nephridiums. *ke* Kern einer Nierenzelle, ke_1 Kern einer Endothelzelle einer Kapillare (*Ca*), *w* Wimpern, *Per* Peritoneum, *bact* Bacteroide, *x* desgl., in die Nierenzelle aufgenommen.



Fig. 99. *Glycera convolutus*, Solenocyten. Nach Goodrich.

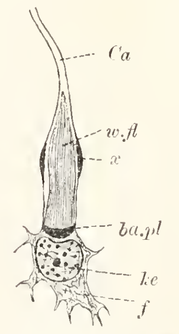


Fig. 100. *Taenia saginata*, terminale Nierenzelle. *Ca* Kapillare, *w.fl* Wimperflamme, *x* Verdickung der Kapillare, *ba.pl* Basalplatte, *ke* Kern, *f* Fäden d. Sarcs.

substanz (Hyalom) erscheint als das eigentlich charakteristische Element der Nierenzellen, indem sie spezifische Stoffe (Harnsäure und viele andere) aus den Blut- und Lymphgefässen, aus Lymph- und angrenzenden Peritonealzellen und oft auch aus dem Kanallumen aufnimmt und entweder direkt oder chemisch verändert in das Kanallumen abgibt. Die Aufnahmefähigkeit ist bei verschiedenen Nephrocyten verschieden; es verhalten sich indessen die

Zellen bestimmter Kanalregionen gleichartig. Folgende zwei Zellarten sind hauptsächlich zu unterscheiden. Erstens Zellen, welche carminsaures Ammoniak aufspeichern und saure Flüssigkeit secernieren; sie finden sich in den Nephridien der Anneliden

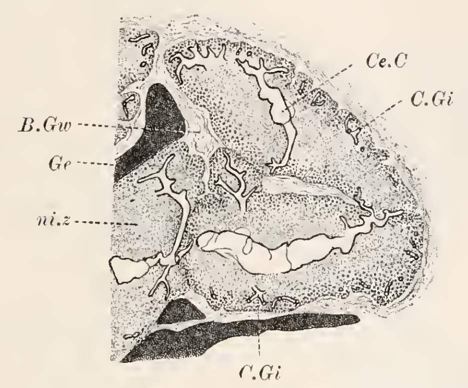


Fig. 101. *Hirudo medicinalis*, Nierenzellen (*ni.z*). *Ce.C* Centralkanal, *C.Gi* Kanalgitter, *Ge* Gefäss, *B.Gw* Bindegewebe.

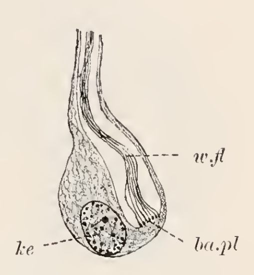


Fig. 102. *Cerebratulus marginatus*, terminale Nierenzelle. *w.fl* Wimperflamme, *ba.pl* Basalplatte, *ke* Kern.

(besonders ausgesprochen reagiert der Wimperkanal von *Lumbricus*), in den Endsäckchen der Antennen- und Schalendrüsen bei Crustaceen, in den Malpighi'schen Körperchen der Vertebraten. Zweitens Zellen, welche Indigcarmin aufnehmen und alkalische Flüssigkeit secernieren; sie kommen vor in Molluskennephridien (Fig. 103 *Helix*), in den Tubuli contorti der Vertebraten, im Kanalabschnitt der Antennen- und Schalendrüsen, in den Malpighi'schen Gefässen der Tracheaten (Fig. 104).

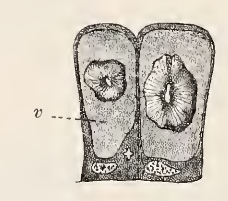


Fig. 103. *Helix pomatia*, Nierenzellen. *v* Sekretvakuole mit Concrement.

Die Aufnahme der Exkretstoffe ist zweifellos in allen Fällen an das Chondrom gebunden, wenn dieses auch nicht sichtbar in der Zwischensubstanz hervortritt. Die Nephrochondren sind entweder als zarte Granulation (Fig. 105 *Lumbricus*), oder als homogener Mantelbelag an den Fäden (Sekretfibrillen, Fig. 96) oder als deutliche, manchmal grosse Körner (Fig. 97) nachweisbar. Auffallend grosse Sekretionsprodukte werden als Concremente bezeichnet (Fig. 103). Auch nach der verschiedenen morphologischen Ausbildung des Sekrets lassen sich häufig bestimmte Bezirke in den Kanälen nachweisen (siehe bei Salamanderlarve). Die reichliche Wasserausscheidung, wie sie gewissen Stellen der Kanälchen zukommt (z. B. Malpighi'sche Körperchen), vollzieht sich jedenfalls auch unter Vermittlung von Körnern (siehe weiteres bei

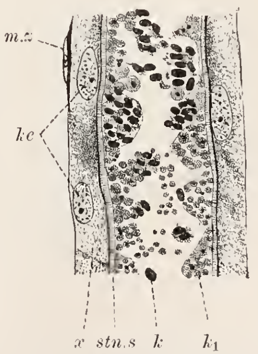


Fig. 104. *Periplaneta orientalis*, Längsschnitt durch ein Malpighi'sches Gefäss. *ke* Kerne, *x* Zellgrenze, *stn.s* Stäbchensaum, *k* grosse Körner, k_1 Gruppen kleinerer Körner, *m.z* Muskelzelle mit Faser.

Zelle). Die mit Exkretstoffen beladenen Körner werden entweder direkt ins Kanallumen ausgestossen (Fig. 105 *Lumbricus*), oder scheinen bereits in der Zelle sich aufzulösen, da man sie nicht im Kanallumen antrifft (siehe bei Salamanderlarve). Im letzteren Falle treten meist (oder immer?) sog. Sekrethügel auf (Fig. 96 *Astacus*), an deren Bildung sich auch das Gerüst, spez. ein eventuell vorhandener Stäbchensaum, beteiligt. Der Hügel öffnet sich oder löst sich in toto als Sekretvakuole ab.

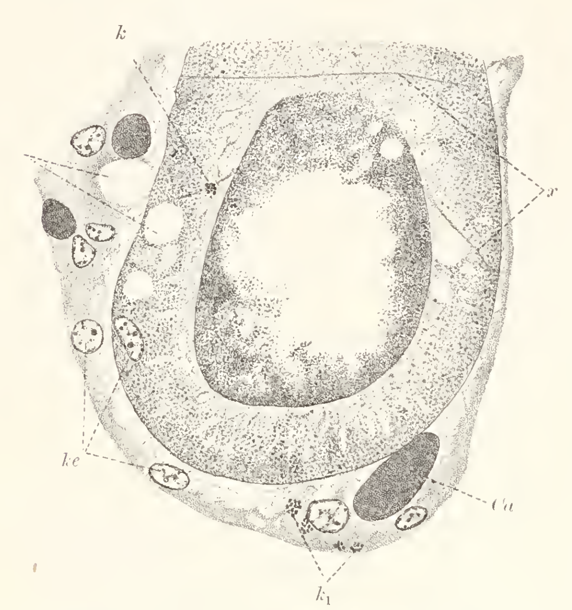


Fig. 105. *Eisenia (Lumbricus) rosea*, Anschnitt der Ampulle des Nierenkanals. *x* Zellgrenzen, *v* Vakuolen (Lymphbahnen), *Ca* Kapillare, *k* und k_1 Körner in Nierenzellen und Peritonealzellen, *ke* Kerne des Peritoneums (der in der Nierenzelle eingelagerte Kern gehört einer Lymphzelle an).

Extracytäre Differenzierung. Wo Wimpern vorkommen, sind sie oft in Reihen angeordnet (Fig. 98 *Lumbricus*) und lassen Basalkörner deutlich erkennen. Bei den Solenocyten bilden die oft ausserordentlich langen Wimpern dichte Büschel (Flammen). Sehr verbreitet, vor allem bei Vertebraten, sind Stäbchensäume (Fig. 104 *Periplaneta*) von der bei den Nährzellen geschilderten Beschaffenheit. Ein auffallendes Merkmal der Solenocyten bildet die lange Kapillare, innerhalb welcher die Wimperflamme schwingt, und welche die Verbindung der Zelle mit dem Kanallumen vermittelt. Bilder wie Fig. 99 von *Glycera* legen den Vergleich mit einem Kragen (siehe Nährzellen), der bei anderen Formen eine enorme Verlängerung und selbstverständlich auch eine weitgehende Strukturveränderung erfahren hätte (Fig. 100 *Taenia*), nahe. Doch bedarf es zur sicheren Entscheidung erst genauer Untersuchungen der Art und Weise, wie die Röhre sich ins Epithel des Kanals einfügt.

Muskelzelle (Myocyte).

Lage endothelial, basi- und subepithelial oder profund; mit intracytärer langgestreckter Differenzierung (Muskelfaser), die oft für viele Zellen gemeinsam ist (Myon); Funktion der Kontraktilität.

Lage. Die Muskelzellen, von denen die Deck- und Nährmuskelzellen auszuschliessen sind, liegen bei *Sagitta* (Fig. 106) und *Amphioxus* endothelial, in direkter Berührung mit Cölarräumen und einschichtig angeordnet; bei den Cnidariern und teilweis bei den Echinodermen basi- und subepithelial, bei den Ctenophoren teilweis gleichfalls subepithelial, was hier aber als sekundäre innige Anlagerung, nicht durch

Abstammung vom Epithel, zu erklären sein dürfte; bei den übrigen Mesocöliern und meisten Enterocöliern profund in verschiedener Anordnung.

Form. Die Muskelzellen und Myen sind langgestreckte, auf dem Querschnitt runde. elliptische oder abgeplattete Gebilde, deren Form

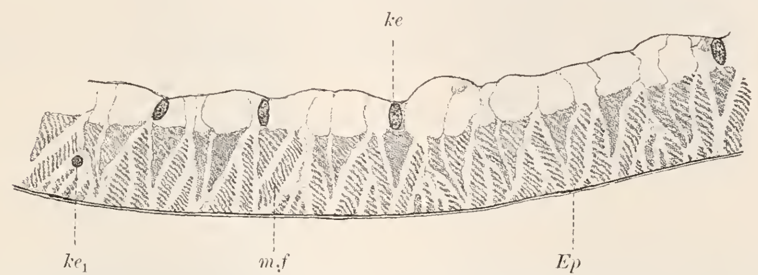


Fig. 106. *Sagitta hexaptera*, Hautschnitt. *Ep* Epiderm und Grenzlamelle, *m.f* Muskelfaser, *ke* Kern einer solchen, ke_1 Kern einer tiefliegenden Muskelfaser.

fast immer ausschliesslich durch die Form der Muskelfaser bedingt erscheint. Ausnahmen bilden die Zellen der Nematoden (Fig. 329 *Ascaris*) und viele Zellen der Platoden (Fig. 107), wo neben der Faser



Fig. 107. *Cercariaeum* (aus *Helix hortensis*), Ringmuskelfaser mit Zellkörper. Nach BETTENDORF.

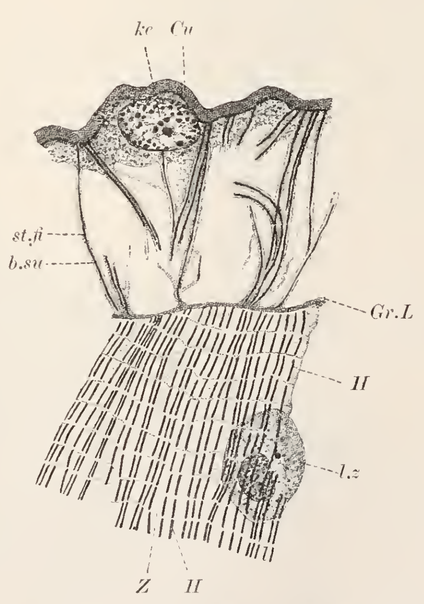


Fig. 108. *Branchipus stagnalis*, Haut. *Cu* Cuticula, *ke* und *st.fi* Kern und Stützfibrille einer Deckzelle, *b.su* Bindesubstanz, *Gr.L* Grenzlamelle, *l.z* Lymphzelle, *Z* Quernetz, *H* Hauptstreifen der Muskelfibrillen einer Sagittalfaser.

noch eine reichliche Menge von indifferenziertem Sarc (Myosarc) bleibt, das als umfangreicher, mannigfaltig gestalteter Zellkörper,

mit eingeschlossenem Kerne, einseitig der Faser anhängt. In allen anderen Fällen ist der Zellkörper nur als unscheinbarer Hügel an der Faser, oft nur schwierig, nachweisbar; oder ein selbständiger Zellkörper fehlt ganz und das Myosarc mit eingelagertem Kern ist in die Faser eingeschlossen und beeinflusst deren Contur nicht (Fig. 193 *Branchiobdella*). Bei den vielkernigen Myen ist gleichfalls die Form eine glattbegrenzte. Die Faser endet beiderseits breit abgestumpft (Fig. 108 *Branchipus*) oder zugespitzt oder dichotom in besenartige

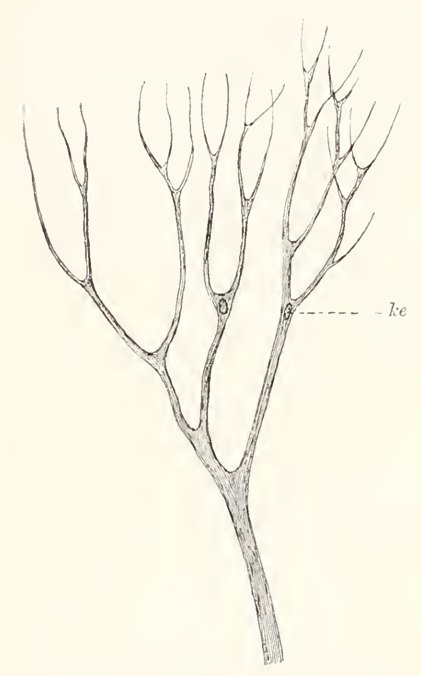


Fig. 109. *Beroë ovata*, Ende einer adiären Muskelfaser des Pleroms. *ke* Kern. Nach Gebr. HERTWIG.



Fig. 110. *Hydrophilus piceus*, flächenhafter Anschnitt des Darms, um die unmittelbar der Grenzlamelle anliegenden verästelten Muskelfasern (*m.f*) zu zeigen. *ke* Muskelkern, ke_1 Kern des Darmepithels, *Gr.L* gefaltete Grenzlamelle, $Gr.L_1$ desgl., am Hals einer Krypte, *x* lockeres Gewebe verschiedener Art.

Endäste aufgelöst (Fig. 109 *Beroë*). Manchmal sind Muskelzellen bindezellartig verästelt und die Fasern von geringer Länge (Fig. 110 *Hydrophilus*darm).

Als Myon wird in diesem Buche eine Summe innig verbundener Muskelzellen, ein Syncytium, das eine einzige, besonders dicke, Muskelfaser liefert, bezeichnet. Der Zusammentritt erfolgt im jugendlichen Zustand der Zellen (Myoblasten) und ist an Embryonen und Larven nachweisbar (siehe z. B. im spec. Teil bei der Salamanderlarve und bei *Branchipus*). Nicht damit zu verwechseln ist eine von Verschmelzungsvorgängen unabhängige Vermehrung der Kerne, die nur für die Ernährung der Myen von Bedeutung erscheint.

Verband. Die Fasern liegen isoliert oder zu Bündeln (Muskeln) zusammengedrängt und berühren sich im letzteren Falle direkt, was vielfach für die von einem Myolemm eingehüllten Myen gilt, oder sind durch Bindegewebe von einander gesondert (Perimysium). Inter-

cellularbrücken kommen nicht vor; sie können durch Bindegewebe vorgetäuscht werden.

Sarc. Das Sarc lässt bei reichlicher Entwicklung Fäden und oft auch Körner in einer hellen Zwischensubstanz unterscheiden (Fig. 118 *Ascaris*). Es beschränkt sich entweder auf die Zellkörper (Fig. 107 *Cercariaeum*) oder liegt zugleich im Faserinnern (Sarcachse, sog. Marksubstanz, Fig. 329 *Ascaris*) oder hier allein (Fig. 117 *Hirudo*). Bei den vielkernigen Myen liefert es peripher eine dünne, aber dichte Membran (Myolemm[1]) Fig. 111), in welcher longitudinal verlaufende Fäden nachweisbar sind; ferner

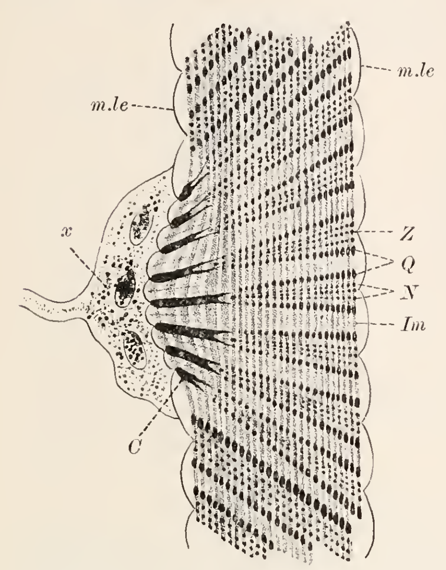


Fig. 111. *Cassida equestris*, seitliche Kontraktionswelle einer Muskelfaser, an der Zutrittsstelle der Nervenfaser (*x* DOYÈRE'scher Hügel). Nach ROLLETT. *m.le* Myolemm, *Z* Zwischenstreifen, *Q, N, C* anisotrope, *Im* isotrope Querstreifen.

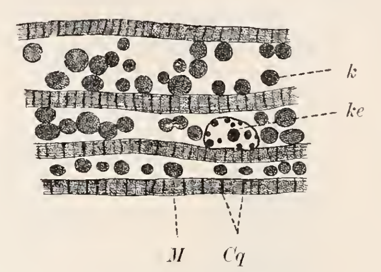


Fig. 112. *Hydrophilus piceus*, Flügelmuskulatur. *k* Myochondren, *ke* Muskelkern, *M, Cq* anisotrope Querstreifen.

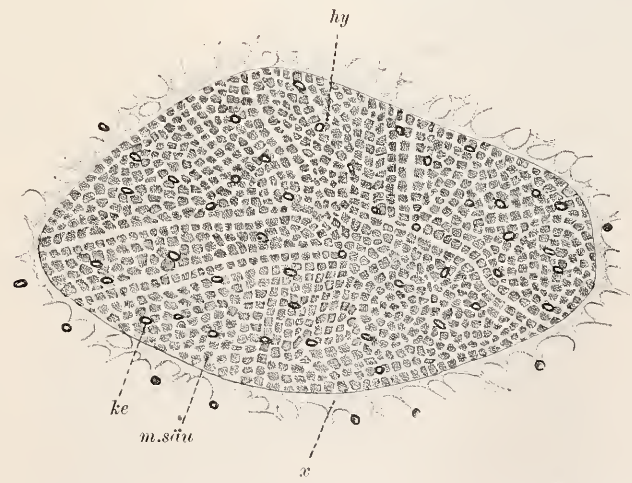


Fig. 113. *Lucanus cervus*, Querschnitt einer Muskelfaser. Nach KÖLLIKER. *m.säu* Muskelsäulchen, *ke* Kern, *hy* Hyalom (COHNHEIM'sche Felderung), *x* ansetzende Fettzellen der Umgebung.

[1]) Der Ausdruck „Sarcolemm“ wird hier nicht angewendet.

häufig auch gleichbeschaffene Längssepten, welche die Faser auf dem Querschnitt in Regionen abgliedern. Das übrige Sarc verteilt sich am Myolemm oder axial: Gerüst ist in ihm nicht immer nachweisbar; man unterscheidet meist nur ein körnerhaltiges oder körnerfreies Hyalom, das auf dem Querschnitt grosser Fasern ein helles Geäder (COHNHEIM'sche Felderung, Fig. 113 *Lucanus*) bildet.

Hervorzuheben ist, dass die einfachen Muskelzellen nie, die Myen immer ein Myolemm besitzen. Querstreifung der Fibrillen kommt vorwiegend den Myen zu, geht aber den Muskelzellen nicht ganz ab, da die quergestreifte Muskulatur der Cnidarier (Fig. 114) von gesonderten Zellen gebildet wird. Auch Herzmuskelfasern (Vertebraten) und andere (Fig. 110 *Hydrophilus*) besitzen oft nur einen Kern. Nicht alle Myen zeigen quergestreifte Fasern (Fig. 116 *Peripatus*).



Fig. 114. *Carmarina hastata*, Muskelfasern von Subumbrella. *C* Kontraktionsstreifen (?), *J* isotrope Substanz.

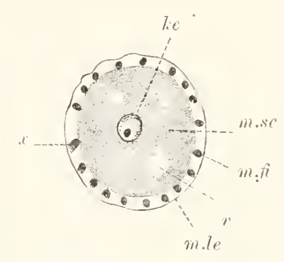


Fig. 115. *Beroë ovata*, Plerommuskelfaser quer. *ke* Kern, *v* Vakuole, *m.sc* Myosarc, *m.le* Myolemm, *m.fi* Myofibrille (bei *x* schräg getroffen).

Die freien Fäden zeigen an günstigen Objekten longitudinalen, welligen Verlauf und sind mit Desmochondren besetzt (Fig. 117 *Hirudo*); bei den Myen beteiligen sie sich an der Bildung der Quernetze (siehe unten). In den riesigen Zellkörpern der Nematoden haben die Fäden den Charakter von Stützfibrillen; sie beginnen zwischen den Myofibrillenleisten (Fig. 118), durchsetzen den Zellkörper

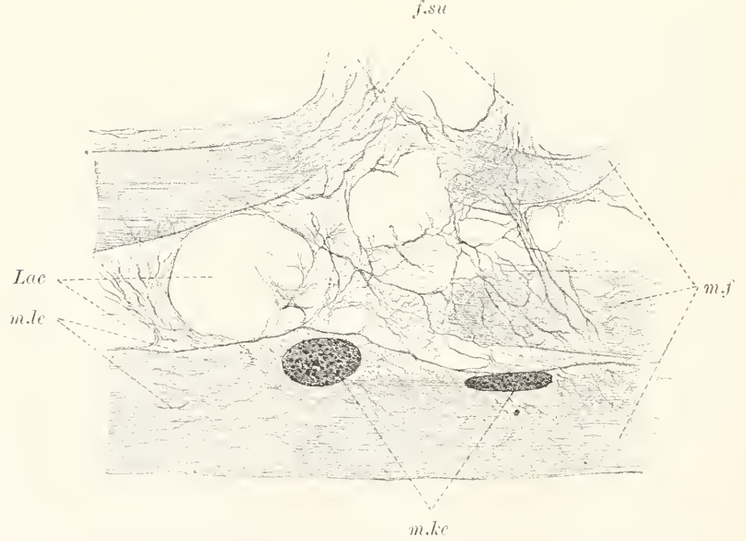


Fig. 116. *Peripatus capensis*, Perimysium und Myen. *m.f* Muskelfasern, *m.le* Myolemm, *m.ke* Muskelkerne, *f.su* Fasersubstanz, *Lac* Lacune.

und seine Fortsätze und treten an den Medianwülsten mit den Stützfibrillen des Epiderms in innige Berührung. Dasselbe gilt auch für die Berührungsflächen der Muskelfasern mit dem Epiderm und erscheint durch die schwache Ausbildung des Bindegewebes bedingt.

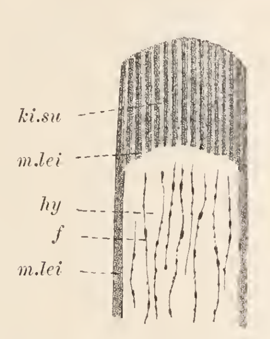


Fig. 117. *Hirudo medicinalis,* Stück einer Muskelfaser. *m.lei* Muskelleiste, *ki.su* Kittsubstanz, *hy* Hyalom, *f* Faden mit Desmochondren.

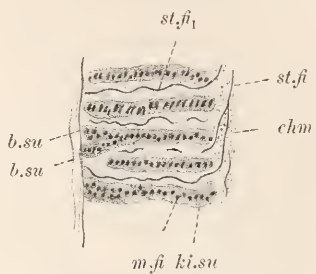


Fig. 118. *Ascaris megalocephala,* Stück eines Muskelfaserquerschnitts. *m.fi* Muskelfibrillen (zu Leisten angeordnet), *ki.su* Kittsubstanz, *chm* Chondrom, *st.fi* Stützfibrille, *$st.fi_1$* desgl. radiär zwischen die Leisten auslaufend, *b.su* Bindesubstanz.

Diplochondren wurden im Sarc glatter Darmmuskelfasern (Heidenhain) nachgewiesen.

In der hellen Zwischensubstanz finden sich oft in reichlicher Menge Körner eingelagert, die wohl als Trophochondren aufzufassen und zur speziellen Charakterisierung als Myochondren zu bezeichnen sind. Bei den Myen von *Beroë* (Fig. 109) bilden sie eine dicke homogene wachsartige Schicht innerhalb des Myofibrillenmantels. Bei *Ascaris* sind sie in enormer Menge angehäuft; dasselbe gilt für die meisten Myen der Arthropoden, wo die einzelnen Körner oft beträchtliche Grösse erreichen (Fig. 112 *Hydrophilus*). Auch bei den Vertebraten sind sie meist reichlich nachweisbar (Fig. 119 Salamanderlarve). Sie nehmen nicht selten fettartigen Charakter an.

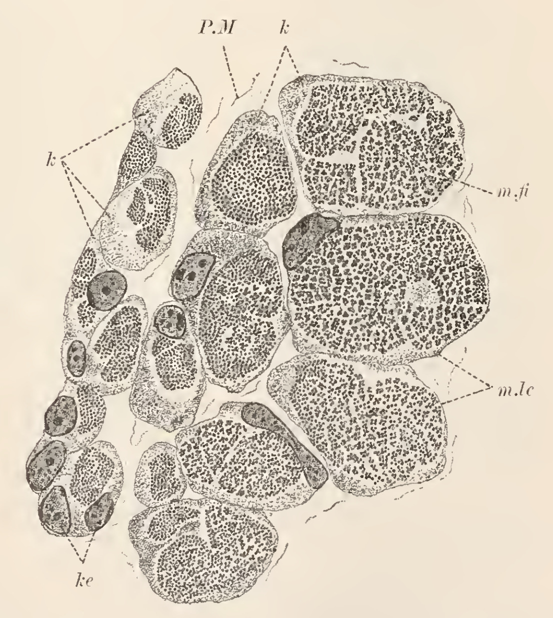


Fig. 119. *Salamandra maculosa,* Larve, äussere Randpartie des Rückenmuskels. Links Myoblasten, zu Myen zusammentretend, rechts ausgebildete Myen. *ke* Kerne, *m.fi* Fibrillensäulchen, dazwischen die Cohnheim'sche Felderung, *m.le* Myolemm, *k* Körnerhaufen, *P.M* Perimysium.

Intracytäre Differenzierung. Als intracytäre Differen-

zierung ist die Muskelfaser aufzufassen. Sie besteht aus Myofibrillen, die grosse Neigung besitzen, sich in Gruppen dicht aneinander zu legen und derart Muskelsäulchen (Muskelleisten) (Fig. 112) bilden. Die Fibrillen eines Säulchens sind nicht selten durch eine kittartige Grundsubstanz mehr oder weniger innig verbunden (Fig. 118 *Ascaris*). Die Säulchen selbst erscheinen oft als dicke Fibrillen, deren Zusammensetzung aus Elementarfibrillen nicht immer mit Sicherheit erkannt werden kann, besonders wenn die ganze Faser nur aus einem Säulchen besteht (meiste Fasern der Deck- oder Nährmuskelzellen, Fig. 19 *Hydra*, Fig. 26 *Anemonia*).

Die Fibrillen sind entweder glatt oder quergestreift. In beiden Fällen leiten sie sich von den Fäden embryonaler Myoblasten ab, die unter leichter Verdickung (siehe näheres bei Zelle) ihr färberisches Verhalten ändern und sich nun mit Eisenhämatoxylin schwärzen, auch stark doppelbrechend (anisotrop) sind (Myofibrille). Desmochondren sind nur an quergestreiften Myofibrillen erhalten und bilden hier Querverbindungen der Fibrillen untereinander und mit dem Myolemm (Quernetze; ob dichte Quermembranen bleibt fraglich), die in regelmässigen Abständen die Faser durchsetzen und mitsamt dem Sarc, in Fächer gliedern. Jedem Fach entspricht ein funktionell selbständiges Segment der Fibrillen, an dem man schwärzbare, doppelbrechende (anisotrope) und nicht schwärzbare, einfachbrechende (isotrope) Abschnitte unterscheidet. Die ersteren sind als anisotrope Substanz, abgekürzt A, die letzeren als isotrope Substanz, abgekürzt J, zu bezeichnen.

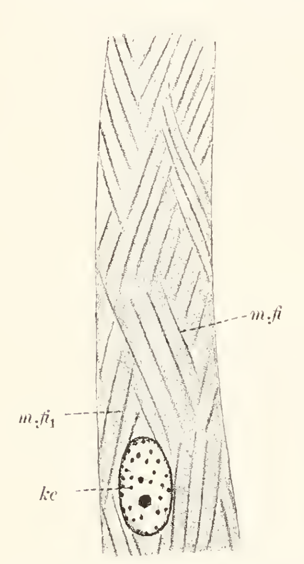


Fig. 120. *Anadonta mutabilis*, Schliessmuskelfaser, sog. doppelt schräg gestreift. *m.fi* und *m.fi*$_1$ Fibrillenzüge, die sich kreuzen, *ke* Kern. Etwas schematisch gehalten.

Die Myofibrillen sind kontraktil. An den glatten Fibrillen sind Veränderungen während der Kontraktion noch nicht genauer beschrieben worden; über die quergestreiften siehe weiter unten. Bemerkenswert sind die sog. doppelt schräg gestreiften Muskelfasern der Mollusken, deren eigenartiges Aussehen durch spiral gewundenen Verlauf und Durchflechtung der Fibrillen bedingt ist (Fig. 120 *Anadonta*). Bei der Kontraktion steigert sich die Krümmung, bei völliger Streckung der Faser ist sie nur schwach angedeutet.

An den quergestreiften Fibrillen ist scharf zu unterscheiden zwischen jenen, die Segmentgrenzen bezeichnenden Querstreifen, die durch Desmochondren, von denen die Quernetze, bez. Quermembranen, ausgehen, bedingt werden, und zwischen den innerhalb der Segmentgrenzen gelegenen echten Querstreifen, die von A und J gebildet werden. Die ersteren heissen Zwischenstreifen; sie sind schwach doppelbrechend, und verändern weder ihre Lage, noch ihre Beschaffenheit, treten jedoch an der kontrahierten, verdickten Fibrille viel weniger deutlich hervor als an der erschlafften, und werden bei Ausbildung der Kontraktionsstreifen von A ver-

deckt. Die echte Querstreifung zeigt bei verschiedenen Tieren ein verschieden kompliciertes Verhalten. An Muskelfasern mit kurzen Fibrillensegmenten ist sie einfacher ausgebildet als bei Fasern mit langen Segmenten; man unterscheidet dementsprechend eine Querstreifung ersten Grades von einer zweiten Grades. Die erstere kommt vor allem Arthropoden und Vertebraten, die letztere vorwiegend den Insekten zu. Ausserdem wechselt das Aussehen der Segmente nach dem Kontraktionszustande. Wir unterscheiden ein Erschlaffungs-, Uebergangs- und Kontraktionsstadium; bei der Querstreifung zweiten Grades giebt es zwei Kontraktionsstadien. Folgende Charaktere zeigt ein Segment bei Querstreifung ersten Grades (Fig. 122 und 123). 1. Erschlaffungsstadium: A bildet einen langen Hauptstreifen (H), der an beiden Enden von Jh eingesäumt wird. 2. Uebergangsstadium: H teilt sich in zwei kurze Streifen, die als Q (typische Querstreifen) bezeichnet werden. Zwischen QQ ist die Fibrille schwächer anisotrop oder ganz isotrop (?) geworden (heller Mittelstreifen = Jm); Jh ist nun als Jq zu bezeichnen. Die Auflösung von H in QQ ist oft kombiniert mit dem Auftreten von M (anisotroper Mittelstreifen), der einen Rest von H in der Segmentmitte darstellt und nur bei energischer Kontraktion zu verschwinden scheint. Jm tritt dann in doppelter Ausbildung, als Jmm, auf. 3. Kontraktionsstadium: Q ist bis unmittelbar an Z, das ganz verdeckt ist, verschoben und bildet hier gemeinsam mit dem entsprechend gelegenen Q des anstossenden Segmentes einen Kontraktionsstreifen (C). Jq ist ganz verschwunden, Jm verlängert; M ist bei starker Kontraktion nicht zu unterscheiden. Somit zeigt im letzteren Falle die Fibrille das einfachste Bild, da sie aus einer regelmässigen Folge von C und Jm besteht; die Quernetze scheinen von C auszugehen.

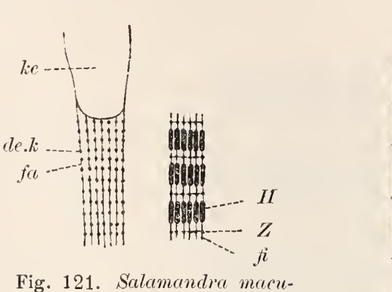


Fig. 121. *Salamandra maculosa*, Bildung der Myofibrillen. *fa* Fäden des Myoblasten mit Desmochondren (*de.k*), *kc* Kern desselben, *H* anisotroper Hauptstreifen der jungen Myofibrillen (*fi*), *Z* Zwischenstreifen.

Fig. 122. *Branchipus stagnalis*, Muskelfibrille. *Z* Zwischenstreifen, *Q*, *M*, *C* anisotrope, *Jq*, *Jm* isotrope Querstreifen.

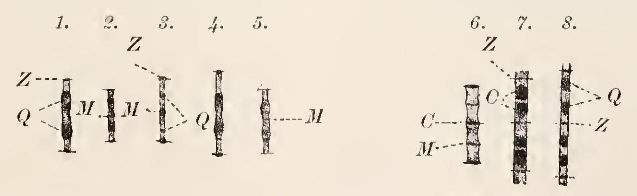


Fig. 123. *Salamandra maculosa*, Larve, Muskelfibrillensegmente, *2. 3.* erschlafft, *1. 4. 5. 7. 8.* im Uebergangsstadium, *6.* im Kontraktionsstadium. *Z* Zwischenstreifen, *M*, *Q*, *C* anisotrope Querstreifen. Alle Figuren bei gleicher Vergrösserung gezeichnet.

Bei der Querstreifung zweiten Grades (Fig. 124) zeigt das Erschlaffungsstadium keine wesentlichen strukturellen Differenzen gegenüber dem bereits geschilderten, nur ist entsprechend der bedeutenden Segmentlänge H von grosser Ausdehnung und zeigt meist bereits Andeutungen der Gliederung des folgenden Stadiums. 2. Uebergangsstadium: H ist aufgelöst in M, QQ und in zwei kurze Nebenstreifen (N), die sich zwischen Q und Z einschieben. Die Trennung von M und Q ist oft eine unscharfe, tritt aber in anderen Fällen prägnant hervor. In dritten Fällen fehlt M ganz und das jetzt einfache Jm ist für solche Fälle durch ROLLETT als völlig isotrop erwiesen. Ausser Jm ist noch zwischen Q und N ein Jq, zwischen N und Z ein Jn zu unterscheiden. 3. Erstes Kontraktionsstadium: N ist gegen Z verlagert und bildet die ersten kurzen Kontraktionsstreifen, die wenig deutlich hervortreten. Jn ist dementsprechend verschwunden, M entweder vorhanden oder fehlt. 4. Zweites Kontraktionsstadium: Dies entspricht durchaus dem einzigen Kontraktionsstadium der Querstreifung ersten Grades, doch ist M meist unterscheidbar.

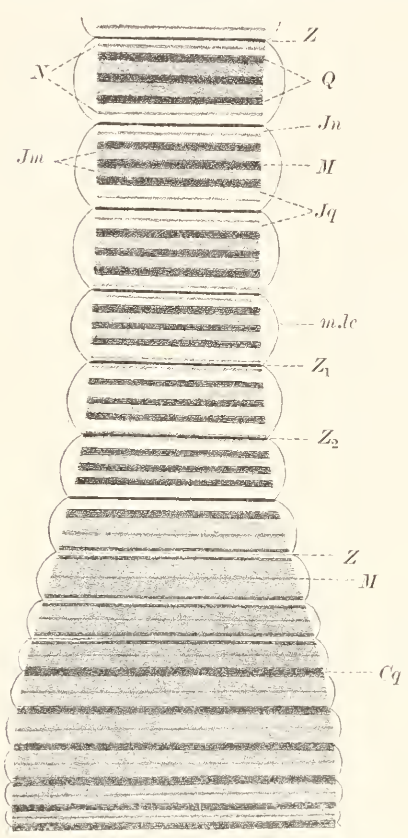


Fig. 124. Schematische Darstellung des Kontraktionsvorganges an einer quergestreiften Muskelfaser zweiten Grades. *Z* Zwischenstreifen, Z_1 und Z_2 zeigen die Annäherung von *N* zur Bildung des Kontraktionsstreifens *Cn*, der in der Figur nicht bezeichnet ist, *N, Q, M, Cq* anisotrope, *Jn, Jq, Jm* isotrope Querstreifen, *m.lc* Myolemm. Nach ROLLET.

Auf die Entwicklung der einzelnen Stadien auseinander wurde schon hingewiesen; das Erschlaffungsstadium entwickelt sich in beiden Fällen aus dem Kontraktionszustand durch Verlängerung von M zu H. M erscheint als Ausgangspunkt für die Entwicklung von A, die sich von hier aus in einer (Streifung ersten Grades) oder zwei Wellen (Streifung zweiten Grades) gegen beide Z, also nach zwei entgegengesetzten Richtungen, bewegt. Der Verlauf der anisotropen Wellen entspricht nicht immer völlig dem Kontraktionszustand des Segments, da z. B. beim Uebergangs- und ersten Kontraktionsstadium bald die Endabschnitte, bald der mittlere Abschnitt des Segments stärker verkürzt sein können (Fig. 123 Salamanderlarve).

Ueber die feineren strukturellen Veränderungen in der Myofibrille bei der Kontraktion, sowie über das Wesen der Kontraktion überhaupt, siehe näheres bei Zelle. Erwähnt sei nur noch, dass oft in einem Muskel die verschiedenen Fasern nicht gleiche Kontraktions-

stadien aufweisen. Auch liegen nicht selten Differenzen in der Fibrillenkontraktion an einer einzelnen Faser vor, z. B. an der Eintrittsstelle des Nerven (Fig. 111). Die in den Figuren eingezeichneten Schwellungen der Fibrillen entsprechend A erklären sich wohl immer durch optische Effekte.

Bindezelle (Inocyte).

Lage wechselnd oder konstant, im letzteren Falle endothelial oder profund; meist mit extracytärer Differenzierung (Bindesubstanz); Funktion der Raumfüllung, des Zusammenhalts oder Stützfunktion; nicht selten ausserdem nutritorische, exkretorische und phagotische Funktion.

Lage. Die freibeweglichen Lymphzellen (Amöbocyten) sind in allen Geweben vereinzelt, reichlich dagegen, mitsamt den übrigen Cirkulationszellen, in den Hohlraumsystemen des Körpers oder an bestimmten Bildungsherden, anzutreffen. Endothelial liegen die meisten übrigen Elemente des Zellgewebes (peritoneale und vasale Endothelzellen), seltener echte Bindezellen (z. B. bei *Amphioxus* die Zellen des Cutis- und axialen Blattes). Die weitaus meisten echten Bindezellen erfüllen mitsamt der von ihnen gebildeten Bindesubstanz alle Räume des Körpers zwischen den Epithelien und der Muskulatur, soweit sie nicht leer bleiben.

Form. Die Bindezellen sind in zwei grosse Gruppen zu teilen. Die einen bilden keine Bindesubstanz (Zellengewebe), die anderen scheiden solche ab (echtes Bindegewebe). Ueber die letzteren siehe bei extracytärer Differenzierung. Zum Zellengewebe sind fünf Zellarten zu rechnen: 1. die Cirkulationszellen (mit gewisser Einschränkung, worüber bei extracytärer Differenzierung näheres), unter denen die meisten Lymphzellarten (Fig. 125) und Pigmentzellen (Fig. 135) nach Art von Amöben formveränderlich, die abgerundeten Blutzellen (Fig. 141) dagegen formkonstant sind; 2. die Endothelzellen (ein Teil derselben gehört zum echten Bindegewebe), von cylindrischer (Fig. 126) oder platter (Fig. 160) Form; 3. die abgerundeten Chordazellen (Fig. 134); 4. die zum Teil gleichfalls abgerundeten, zum Teil langgestreckten LEYDIG'schen Zellen der Arthropoden (Fig. 131), welche einen sehr bemerkenswerten Zelltypus repräsentieren und formkonstant sind; schliesslich 5. die Hüllzellen (Fig. 92), welche typischen verästelten echten Bindezellen gleichen, aber, wie es scheint, keine Bindesubstanz bilden und an das Nervengewebe gebunden sind. Die Chorda- und LEYDIG'schen Zellen zeigen ebenfalls Beziehungen zu den echten Bindezellen, so dass die Abgrenzung der letzteren keine scharfe ist. Die echten Bindezellen sind entweder glattbegrenzt (Knorpelzellen Fig. 127) oder verästeln sich (meiste Arten von Bindezellen, Fig. 128 Salamanderlarve). Gewöhnlich dürften sie Selbständigkeit wahren; Fälle direkten Zusammenhangs sind indessen nicht selten.

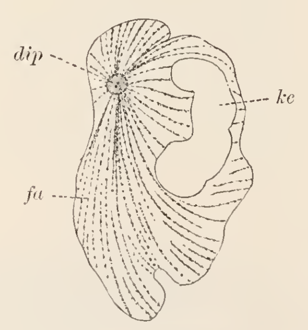


Fig. 125. *Salamandra maculosa*, polymorphkerniger Leukocyt aus dem bindigen Lebersaum. *ke* Kern, *dip* Diplochonder innerhalb des Centrosoms, *fa* radial geordnete Sarcfäden mit Desmochondren.

Verband. Der Verband wird entweder durch Schlussleisten be-

wirkt (peritoneales Endothel) oder durch Intercellularbrücken (Chordazellen) oder die Zellen berühren sich nur mit den Fortsätzen (Fig. 128

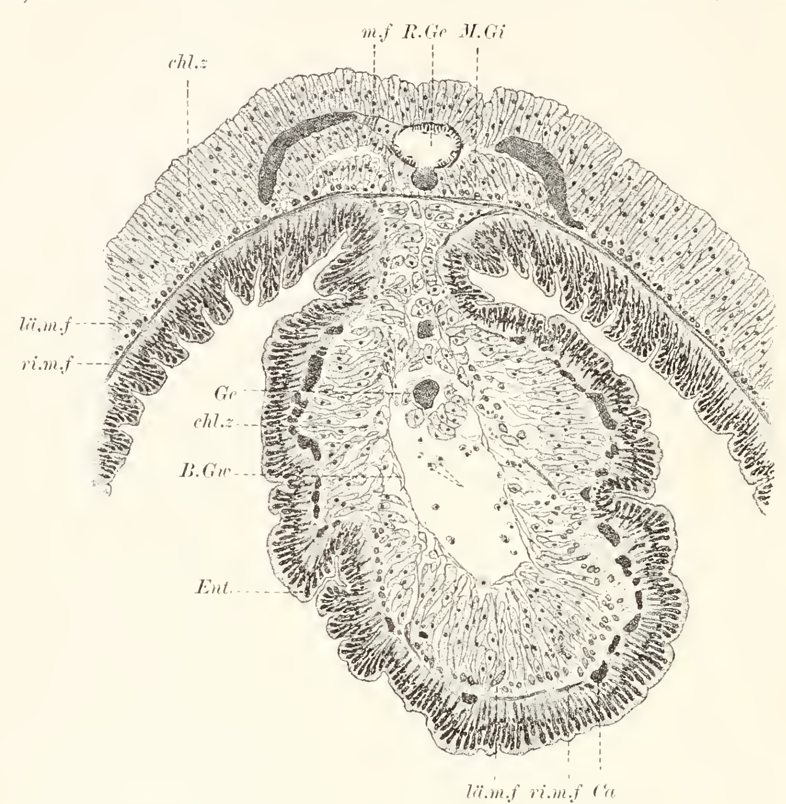


Fig. 126. *Eisenia (Lumbricus) rosea,* Querschnitt der Typhlosolis des Darms. *R.Ge* Rückengefäss, *Ge* Gefäss der Typhlosolis, *Ca* Kapillare, *M.Gi* Muskelgitter, *lä.* und *ri.m.f* Längs- und Ringmuskelfasern des Darms und der Typhlosolis, *chl.z* Chloragogenzellen des Darms und der Typhlosolis, *Ent* Enteroderm, *B.Gw* Bindegewebe der Typhlosolis, *m.f* Ringmuskelfasern eines vom Rückengefäss abzweigenden entosomalen Gefässes.

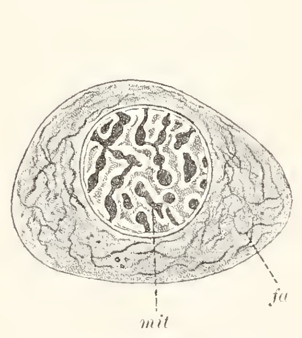


Fig. 127. *Salamandra maculosa,* Larve, Knorpelzelle lebend. Nach FLEMMING. *fa* Sarefäden, *mit* Mitom.

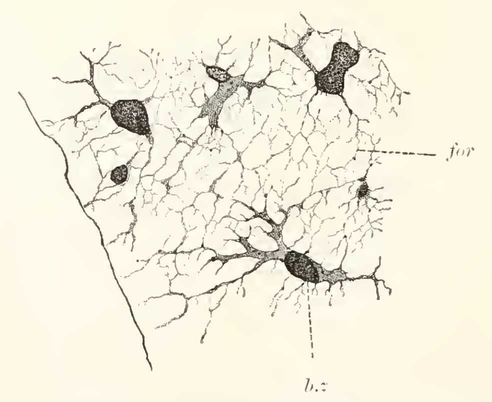


Fig. 128. *Salamandra maculosa,* Enchymgewebe einer Extremität. *b.z* Bindezelle, *for* Fortsätze der Bindezellen.

Salamanderlarve) oder gar nicht (Knorpelzellen Fig 127) oder nur vorübergehend (Lymph-, Blutzellen).

Sarc. Im Sarc finden sich immer Fäden und eine helle Zwischensubstanz, sehr oft auch körnige Einlagerungen. Die Anordnung der

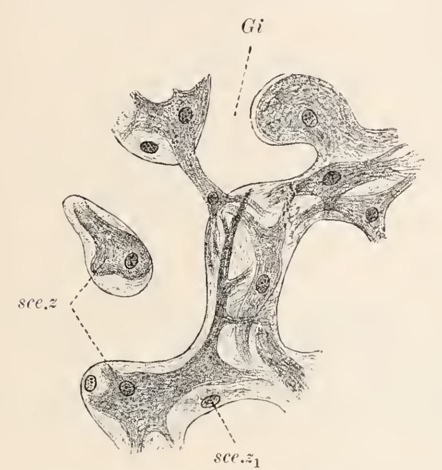


Fig. 129. *Astropecten aurantiacus*, Skeletgewebe. *Gi* Gittermaschen des Kalkskelets, *sce.z* skeletbildende Bindezellen zwischen den Gittermaschen, *sce.z_1* desgl. unscharf begrenzt, wandständig.

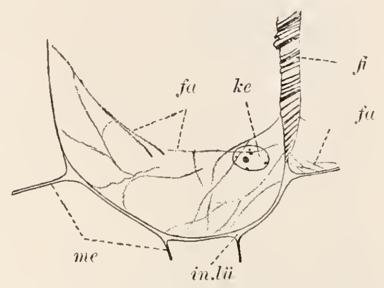


Fig. 130. *Ammocoetes*, Chordazelle angeschnitten. *me* Membran, *fi* Stützfibrillen derselben, *fa* Gerüstfäden im Zellinnern, *ke* Kern, *in.lü* Intercellularlücken.

Fäden ist erst von wenig Beispielen genau bekannt. So sind die Fäden in den polymorphkernigen Leukocyten der Salamanderlarve centriert (Fig. 125), was wohl für die meisten frei beweglichen und auch für viele fixe Zellen gelten dürfte; in langgestreckten Fortsätzen verlaufen sie oft leicht wahrnehmbar longitudinal. Eine Membran zeigen die Chorda-



Fig. 131. *Astacus fluviatilis*, Hautschnitt. *1, 2, 3* LEYDIG'sche Zellen erster, zweiter, dritter Ordnung, *Int* Intima einer Arterie, *Lac* Lacunen, *blu.z* Blutzelle, *me* Membran von Zellen erster Ordnung.

zellen (Fig. 130 *Ammocoetes*) und LEYDIG'schen Zellen ersten Grades (*Astacus* Fig. 131). In den Endothelzellen entspricht die Anordnung

des Gerüsts der in den Deckzellen (siehe dort). Die Fäden sind mit Desmochondren besetzt (Fig. 132 *Ammocoetes*. Fig. 125 Salamanderlarve) oder als Fibrillen entwickelt (Fig. 130 *Ammocoetes*).

Besondere Erwähnung verdienen die muskelzellartigen Bindezellen, wie sie bei Spongien verbreitet sind (Fig. 133 *Euspongia*). Formal hat die Bindezelle hier den Charakter der Muskelzelle angenommen, aber die Ausbildung der Fäden erscheint als eine primitive. Es ist kein Unterschied zwischen Muskelfaser und Sarc vorhanden, vielmehr verteilen sich Körnchen zwischen den locker geordneten Fäden ebenso wie in den polymorphen Bindezellen. Es empfiehlt sich daher die erwähnten Zellen als kontraktile Faserzellen von echten Muskelzellen zu unterscheiden. Kontraktil sind auch manche Endothelzellen, z. B. der Milzkapillaren. Ferner seien die Leydig-

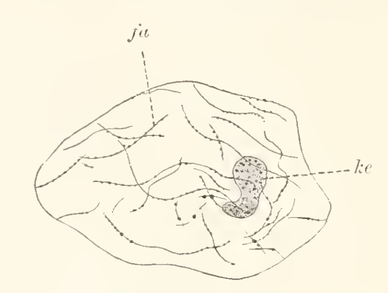


Fig. 132. *Ammocoetes*, Lymphzelle aus Arachnoidea. *ke* Kern, *fa* mit Desmochondren besetzte Fäden des Gerüsts.



Fig. 133. *Euspongia officinalis*, kontraktile Faserzelle. Nach F. E. SCHULZE.

schen Zellen zweiten und dritten Grades von *Astacus* (Fig. 142) erwähnt (siehe weiteres im spez. Teil), deren Gerüst zu Balken von

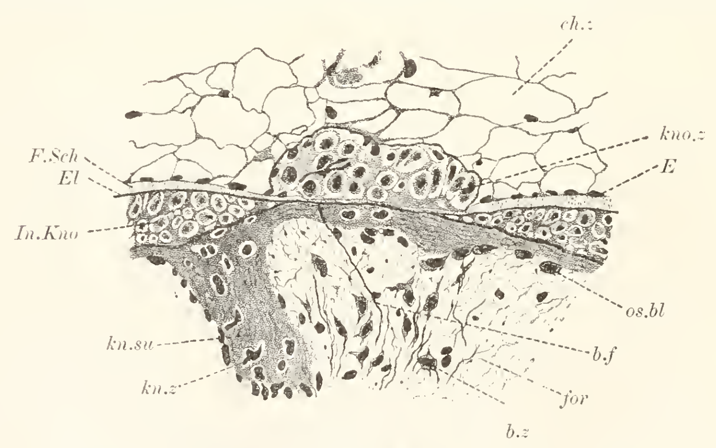


Fig. 134. *Salamandra maculosa*, ältere Larve, Stück eines Längsschnitts der Halsregion. *ch.z* Chordazellen, *kno.z* Zellen des Chordaknorpels, *E* Chordaepithel, *F.Sch* Faserscheide, *El* Elastica der Chordascheide, *In.Kno* intervertebraler Knorpel, *kn.su* Knochensubstanz in Umgebung eines oberen Bogens, *os.bl* Osteoblasten der Wirbelhülse, *kn.z* Knochenzelle, *b.z* Bindezelle, *for* Fortsätze solcher, *b.f* Bindefaser, teilweis im Knochen eingebettet (SHARPEY'sche Faser).

unregelmässiger Form, zu fibrillär struierten Lamellen und Faserzügen differenziert ist, die morphologisch und färberisch der Fasersubstanz

(siehe unten) gleichen, aber nicht als Verdichtung ursprünglich homogener Grundsubstanz, sondern als Gerüstteile, die durch eine Bindesubstanz

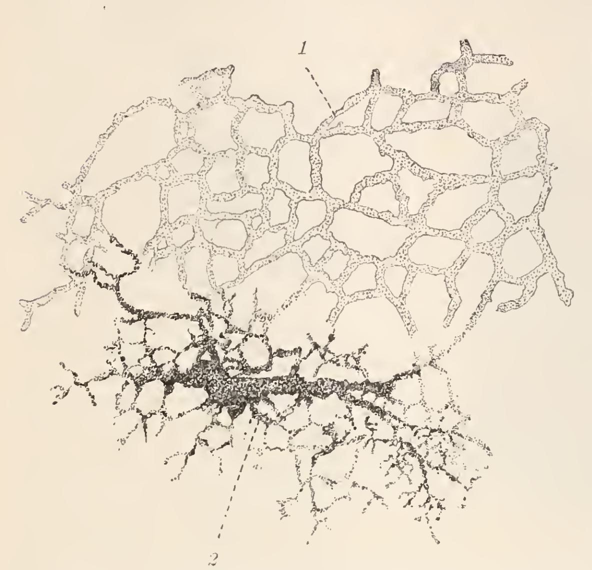


Fig. 135. *Salamandra maculosa,* Larve, zwei Arten von Pigmentzellen. Nach FISCHEL. *1* helle, *2* dunkle Art.



Fig. 136. *Salamandra maculosa,* Mastzelle aus Lebersaum. *ke* Kern, *k* eosinophile Körner, *nu* Nucleolus.

verkittet sind, aufgefasst werden müssen. Intracytäres Auftreten von Bindesubstanz dürfte noch in anderen Fällen nachweisbar sein; bei den Arthropoden fällt es oft schwer, echtes Fasergewebe vom Zellengewebe scharf zu unterscheiden (Fig. 143).

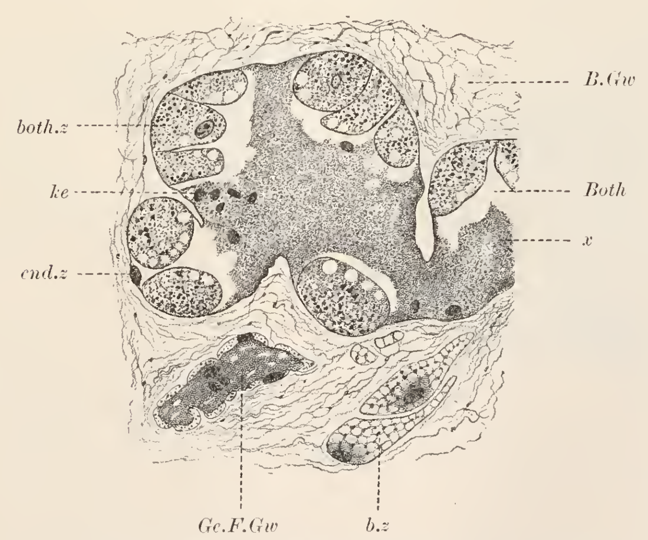


Fig. 137. *Hirudo medicinalis,* Stück aus Plerom. *Both* Bothryoidkapsel, *Ge.F.Gw* Gefässfasergewebe, *B.Gw* Bindegewebe, *b.z* Bindezelle, *both.z* Bothryoidzelle, *end.z* Endothelzelle, *ke* Kerne von Blutzellen, *x* Blutgerinnsel.

Ein kinetisches Centrum in Gestalt eines Centrosoms mit Diplochondereinlage, die allerdings nicht immer nachgewiesen wurde,

ist in frei beweglichen Zellen meist unterscheidbar (Fig. 125 Salamanderlarve). kommt aber auch in fixen bindesubstanzbildenden Zellen vor.

Nach der Beschaffenheit des Hyaloms richtet sich vor allem die Klassifikation des Zellgewebes. In den Chordazellen (Fig. 134) häuft sich hyaline Substanz derart an, dass die Zellen Bläschencharakter gewinnen; auch die LEYDIG'schen Zellen ersten Grades enthalten grosse Vakuolen, in denen aber Reservestoffe (Glycogen) sich ablagern können. Gleichfalls Reservenahrungsstoffe häufen sich in manchen Endothelzellen, z. B. im sog. Chloragogengewebe der Oligochäten (Fig. 126) und in den Bothryoidzellen der Hirudineen (Fig. 137) an. Nach der Beschaffenheit des Chondroms lassen sich die Cirkulationszellen einteilen in: Lymphzellen. Blutzellen und Pigmentzellen. Die Lymphzellen sind entweder frei von einem spezifischen Chondrom (Leukocyten) oder, als sog. Körnerzellen, erfüllt mit acidophilen oder basophilen oder Fettkörnern (Fettzellen). Acidophile Körnerzellen (Fig. 136) sind sehr verbreitet und werden als Speicher-, bez. Mastzellen bezeichnet; die in ihnen enthaltenen Körner enthalten wohl immer Reservestoffe, repräsentieren also Trophochondren (Fig. 139). Die Deutung der basophilen Körnerzellen (z. B. sog. mucoide Zellen der Mollusken (Fig. 138) und Vertebraten) ist noch unsicher; um Trophochondren dürfte es sich hier nicht handeln. Die Blutzellen (Erythrocyten) der Vertebraten (Fig. 141) sind ausgezeichnet durch farbiges, hämoglobinhaltiges Chondrom, das die Atmung vermittelt (nutritorische Funktion). Farbige Körner charakterisieren ferner die Pigmentzellen (Chromocyten); für manche Formen derselben (Fig. 135) wurde die Ableitung der Chromochondren von farblosen. aber intra vitam färbbaren Körnern nachgewiesen (siehe Salamanderlarve im spez.

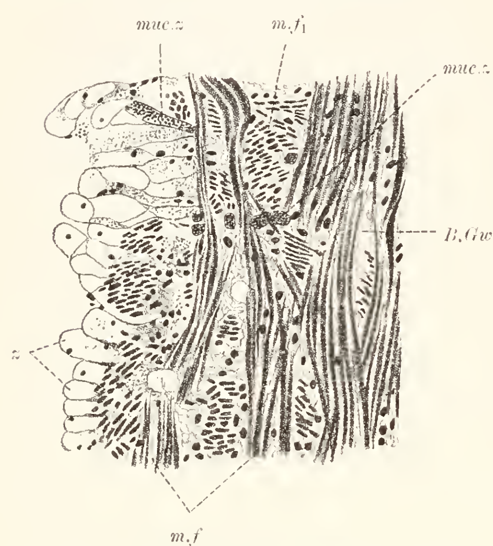
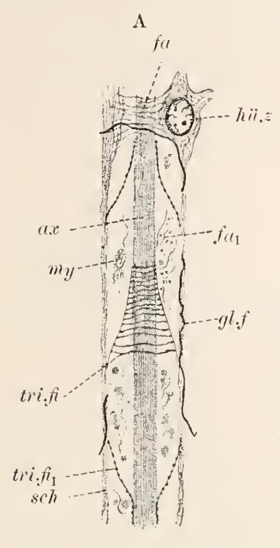


Fig. 138. *Helix pomatia*, innerer Teil eines Hautschnittes vom Fusse *m.f* und *m.f*1 Muskelfasern längs und quer, *muc.z* mucoide Zellen, *B.Gw* Bindegewebe, *z* sog. LEYDIG'sche Zellen.



Fig. 139. *Chondrosia reniformis*, Stück aus der Dermalzone. *b.z* Bindezelle, *b.f* Bindefasern, quer und längs, *gru.su* Grundsubstanz, *pg.z* Pigmentzelle.

Teil). Ein eigenartiges, durch Myelingehalt charakterisiertes Chondrom kommt einem Teil des Hüllgewebes zu. In Umgebung der Axone vieler Nervenzellen der Vertebraten finden sich vom Hüllgewebe gebildete Scheiden, die als Myelinscheiden (Fig. 140) zu bezeichnen



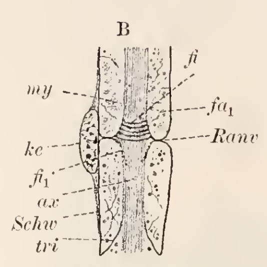


Fig. 140. *Lepus cuniculus,* Axon und Umhüllungen desselben, im Mark (A) und im Nerven (B). *ax* Axon, *hü.z* Hüllzelle des Marks, *sch* von Hüllzellen gebildete, unscharf gesonderte Scheide, *fa* Fäden derselben, *tri.fi* cirkuläre Fibrillen der Trichter, welche die Scheide bildet (LANTERMANN'sche Einkerbungen), *tri.fi*$_1$ dieselben, quer getroffen, *my* Myelinreste (Fixierung mit PERENYI'scher Flüssigkeit), *fa*$_1$ Gerüst der Myelinscheide, *Schw* SCHWANN'sche Scheide, *ke* Kern derselben, *fi* und *fi*$_1$ cirkuläre Fibrillen der RANVIER'schen Einschnürung (*Ranv*).

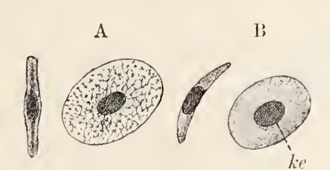


Fig. 141. *Rana esculenta,* Erythrocyten, von der Fläche und von der Kante gesehen, gleiche Vergrösserung, A mit PERENYI'scher, B mit Formol-MÜLLER'scher Flüssigkeit konserviert. *ke* Kern.

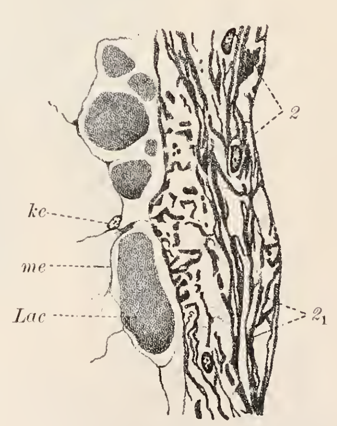


Fig. 142. *Astacus fluviatilis,* Hautschnitt. *2* LEYDIG'sche Zellen zweiter Ordnung, *2*$_1$ Faserbalken von Zellen zweiter Ordnung, *me* Membran, *ke* Kern von Zellen erster Ordnung, *Lac* Lacunen.

sind. Der Ausdruck „Markscheide" wird seiner Zweideutigkeit wegen in diesem Buche nicht angewendet. Die Myelinscheiden sind jedenfalls von den sog. SCHWANN'schen Scheiden (siehe im spez. Teil bei Säugern) nicht scharf zu sondern; sie kommen vereinzelt auch bei Wirbellosen vor (siehe im spez. Teil bei Oligochäten und *Astacus*).

Exkretorische Funktion kommt dem Zellengewebe, vor allem den Endothelzellen des Peritoneums, vielfach zu. Nach dem Verhalten zu karminsaurem Ammoniak und Indigkarmin lassen sich sauer und alkalisch reagierende Exkretkörner unterscheiden. Erstere finden sich z. B. in den Perikardzellen der Arthropoden und Mollusken, in den Zellen der sog. Kiemennieren von Dekapoden, ferner

in den Zellen der TIEDEMANN'schen Körperchen und des Achsenorgans der Echinodermen. Letztere kommen den Chloragogenzellen und manchen Lymphzellen der Anneliden zu. Die Exkretkörner werden z. B. bei den Chloragogenzellen (Fig. 126) mitsamt den distalen Zellteilen, in welchen sie enthalten sind, in die Leibeshöhle abgestossen. Durch phagotische Funktion nehmen die Leukocyten (deshalb auch Phagocyten genannt) die abgestossenen Teile nach Art von Amöben in sich auf und geben die Exkretstoffe entweder an die Nieren ab, oder wandern mit ihnen ins Darmlumen oder an die Körperoberfläche aus. Auch Fremdkörpern gegenüber, die in die Leibeshöhle oder in die Gewebe gelangen, verhalten sich die Phagocyten in gleicher Weise. Phagose wurde auch bei Endothelzellen (z. B. in Leberkapillaren bei Säugern) nachgewiesen.

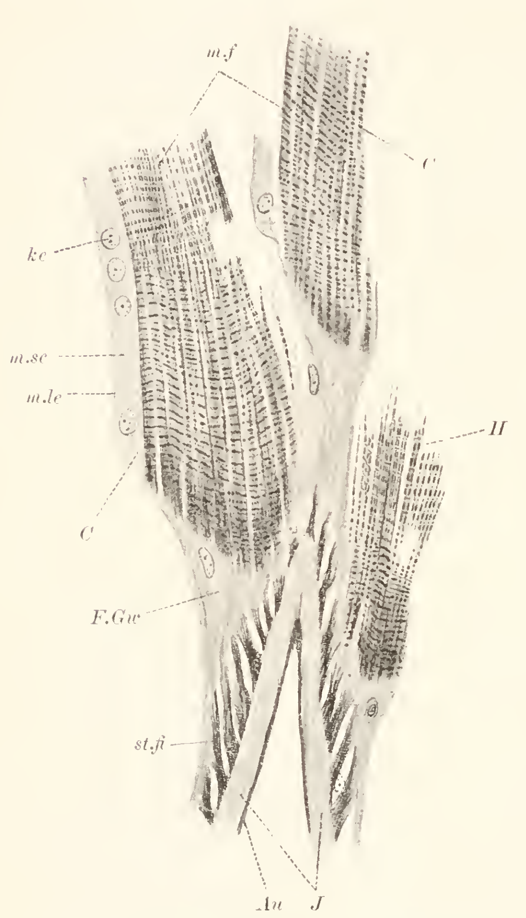


Fig. 143. *Astacus fluviatilis*, Stück vom Kaumuskel. *J* und *Au* Innen- und Aussenlage der Cuticularsehne, *st.fi* Stützfibrillen der Deckzellen, *F.Gw* Fasergewebe, *m.f* Muskelfasern, *m.sc* Myosarc, *m.le* Myolemm, *kc* Muskelkerne, *C* und *H* anisotrope Querstreifen der Muskelsäulchen.

Ein mehr oder minder reich entwickeltes Chondrom kommt auch fixen Bindezellen (Fig. 152) zu, ohne jedoch meist besondere Bedeutung zu gewinnen.

Extracytäre Differenzierung (Bindesubstanz). Die Bindesubstanz ist als ein extracytäres Produkt des Hyaloms aufzufassen. Sie ist vergleichbar der Kittsubstanz der Cuticulae, aber in ihrem Auftreten nicht an das Gerüst gebunden. Die oft in der Bindesubstanz nachweisbare fibrilläre Struktur ergibt sich durch Verdichtung einer ursprünglich homogenen Grundsubstanz, die frei von Gerüst ist (über intracytäres Auftreten von Bindesubstanz siehe weiter oben). Dieser Erstarrungsprozess entspricht vermutlich im wesentlichen den Vorgängen bei der Sklerabildung in Cnidoblasten (siehe bei Cnidocyten und vor allem im spez. Teil bei Cnidariern näheres); in den weitaus meisten Fällen bleibt die Bindesubstanzbildung unaufgeklärt (siehe dagegen bei Chordascheide von *Ammocoetes*, über die Knochenbildung, im spez. Teil).

Die Bindesubstanz tritt in sehr verschiedener Beschaffenheit auf. Drei Hauptgruppen sind zu unterscheiden: Enchym, Grundsubstanz und Fasersubstanz. Wir betrachten die drei Bildungen gesondert.

Enchym (Enchymgewebe). Als Enchym ist eine hyaline, gallertartige Bindesubstanz zu bezeichnen. Sie kommt vor bei Spongien (Fig. 144 *Sycon*), Ctenophoren (Fig. 820 *Cydippe*), Medusen, niederen Würmern (Fig. 145 *Dendrocölum*, Fig. 146 *Cerebratulus*, im subkutanen Gewebe der Salamanderlarve (Fig. 128), im Glaskörper der Vertebratenaugen etc. Wohl nie ist sie ganz rein entwickelt, sondern immer



Fig. 144. *Sycon raphanus*, Stück der Centralzone, es sind mehrere abführende Kanäle, zwei ziemlich flächenhaft (*A.C*) getroffen. *d.z* Deckzellen des Kanalepithels, *ci.z* Eizelle, *wa.z* Wachstumszellen, *for* Fortsätze von Deckzellen, *Sp* Spicula (nur als Lücken innerhalb der Spicularscheiden angedeutet), *en* Enchym. Die Bindezellen sind nicht bezeichnet.

kombiniert mit Grund- und Fasersubstanz. Die erstere bildet bei Sycon dichtere Randpartien unter dem Epiderm, in anderen Fällen Lamellen zwischen den Zellfortsätzen, die sehr zart (*Dendrocölum*) oder derber (*Taenia*) sein können; die letztere tritt in zarten vereinzelten Fasern auf (subkutanes Gewebe der Salamanderlarve, Gallertgewebe von *Rhizostoma*, Fig. 147). Die Zellen des Enchymgewebes sind ganz allgemein reich verästelt (Fig. 148).

Vom Enchym ist die Lymphe, bez. die Blutflüssigkeit, nicht scharf abzugrenzen und darf daher auch als eine Art von Bindesubstanz aufgefasst werden. Bei niederen Tieren treten Enchym und

Nährsäfte gemischt auf; auch sind hier die Enchym- und Lymphzellen ziemlich gleichwertige Elemente, da beide Ort und Form verändern können (z. B. bei Ctenophoren (Fig. 148) und Cnidariern (Fig. 147)). Aber auch von der Lymphe der höheren Metazoen ist nicht anzunehmen,

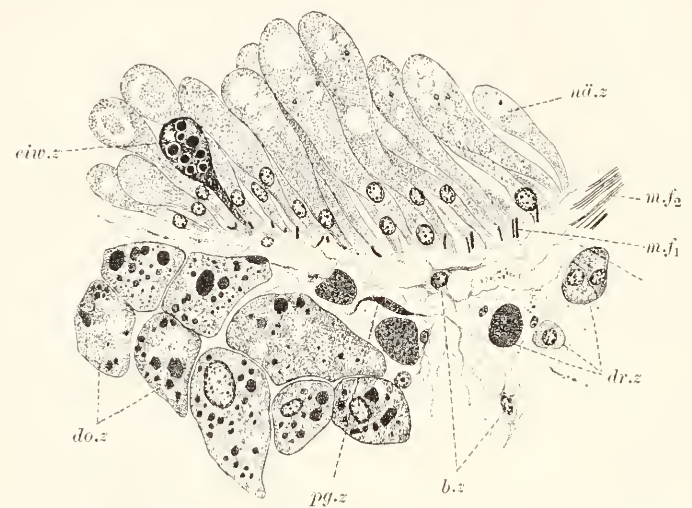


Fig. 145. *Dendrocoelum lacteum,* Stück eines Querschnitts. *nä.z* Nährzellen eines Enterondivertikels, *eiw.z* Eiweisszellen desselben, $m.f_1$ Muskelfasern der Entopleura, $m.f_2$ Muskelfasern des Pleroms, *b.z* Bindezellen, *pg.z* Pigmentzelle, *do.z* Dotterzellen.

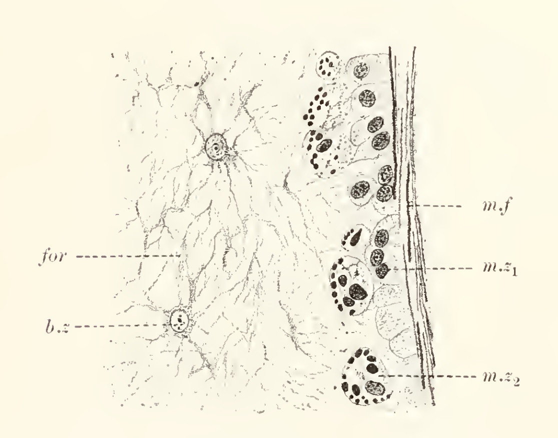


Fig. 146. *Cerebratulus marginatus,* Stück vom Plerom und seitlicher Gefässanschnitt. *b.z* Bindezelle, *for* Fortsätze der Bindezellen, *m.f* Ringmuskelfasern des Gefässes, $m.z_1$ zugehörige Muskelzellen, $m.z_2$ Bündel pleromaler Längsmuskelfasern mit einem zugehörigen Kerne.

dass sie nur aus Nährsäften, bez. Zersetzungsprodukten, und Wasser besteht; vielmehr deutet die Fibrinbildung auch völlig zellenfreier Lymphe oder Blutflüssigkeit (siehe im spez. Teil bei Vertebraten näheres) auf Beimengung eines nicht für die Ernährung bestimmten Stoffes, der vielleicht von den Cirkulationszellen stammt (siehe auch bei Zelle).

Grundsubstanz (Grundgewebe). Die Grundsubstanz ist von homogener fester, oder granulärer weicher Beschaffenheit. Beide Ausbildungsweisen kommen nebeneinander vor (*Cerebratulus*, *Ptychodera*) und es scheint, dass in vielen Fällen die granuläre Substanz eine Vorstufe der homogenen ist; doch dürfte letztere zumeist direkt auftreten. Bei *Amphioxus* erscheint die in der sog. homogenen Lage des Bindegewebes entwickelte Grundsubstanz bald granulär (Flossenstrahl), bald dicht

(Interspatium). Die schleimigzähe Grundsubstanz von *Ptychodera* (Fig. 149) färbt sich übereinstimmend mit den dichten Grenzlamellen. Homogene Grundsubstanz kommt z. B. vor bei *Oscarella*, im Peri-



Fig. 147. *Rhizostoma cuvieri*, Schirmgallerte. Aus dem Lehrbuch von CLAUS. *b.z* Bindezellen, $b.z_1$ desgl. kontrahiert, *b.f* Bindefasern, *x* schwimmhautartige Verbindung derselben.

mysium von *Cerebratulus*, im cellulosehaltigen Tunikatenmantel (Fig. 150), eingelagert im Enchymgewebe der Plathelminthen. Körnige Grundsubstanz zeigt *Hirudo* lokal entwickelt.

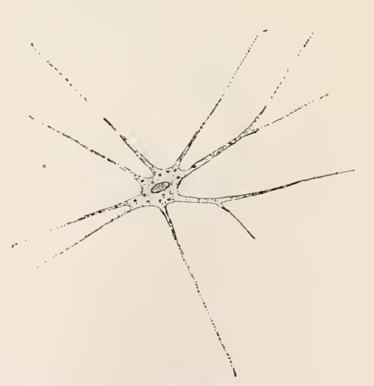


Fig. 148. *Callianira bialata*, Bindezelle. Nach R. HERTWIG.

Eine spezielle Form der Grundsubstanz repräsentiert das Kalkskelet der Echinodermen, das in Form von regelmässigen dreidimensionalen Gittern oder einzelnen Kalkkörpern ausgebildet ist und eine homogene Abscheidung von Bindezellen vorstellt. Gleiches gilt für die Kalk- und Kieselspicula, sowie die Sponginfasern der Schwämme. Die ersteren werden intracellulär angelegt (Fig. 151), erfahren aber, wenn auch nicht immer, später Zuwachs durch extracytäre Ausscheidung einseitig sich anlagernder Zellen; die letzteren entstehen von Anfang an extracytär.

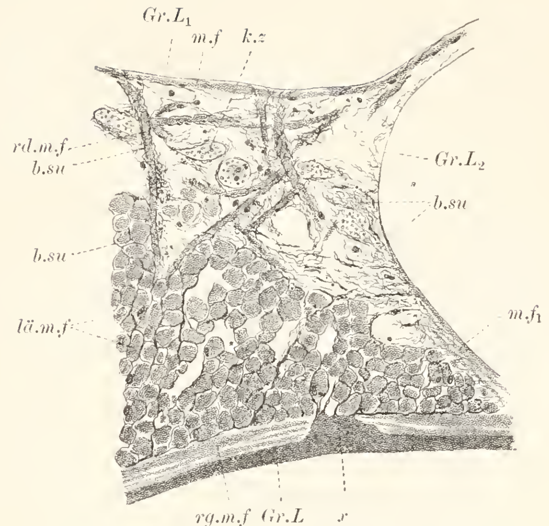


Fig. 149. *Ptychodera clavata*, Begrenzung des ventralen Gefässes, zur Darstellung des Bindegewebes. *Gr.L* Grenzlamelle zum Epiderm, *x* Septum derselben, zwischen die Ringmuskulatur (*rg.m.f*) vorspringend, in Zusammenhang mit dem Bindesubstanznetz (*b.su*), das die Längsmuskelfasern (*lä.m.f*), Radialfasern (*rd.m.f*) und Ringfasern des Darms (*m.f*) und des ventr. Gefässes ($m.f_1$) umgibt und die Leibeshöhle durchsetzt, $Gr.L_1$ und L_2 Grenzlamelle des Darms und Gefässes, *k.z* Körnerzelle.

Die Zellen des Grundgewebes sind entweder verästelt (Fig. 152) oder endothelartig ausgebildet.

Fasersubstanz (Fasergewebe). Die Fasersubstanz besteht aus feinen Fibrillen von unbestimmbarer Länge, die durch spärlich entwickelte Grundsubstanz zu Fasern oder Lamellen verkittet werden. Die Fibrillen sind als Verdichtungen der Grundsubstanz aufzufassen, nicht aber von Zellfäden abzuleiten, zu denen sie in keiner näheren Beziehung stehen. Färberisch erweisen sie sich durch das ganze Tierreich hindurch identisch, da

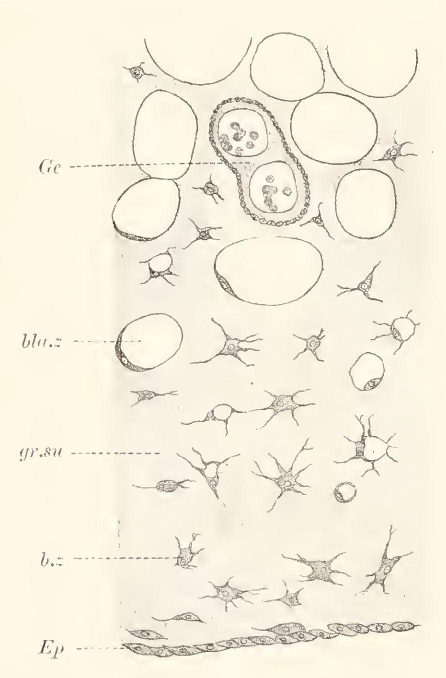


Fig. 150. *Phallusia mamillata*, Schnitt durch den Cellulosemantel, innerer Teil. *Ep* Epiderm, *Ge* stoloartige Vorwucherung des Epiderms mit eingebetteten Gefässen, *b.z* Bindezellen, *bla.z* Blasenzellen, aus den Bindezellen hervorgehend, *gr.su* cellulosehaltige Grundsubstanz. Nach O. HERTWIG.

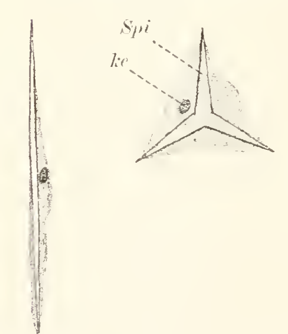


Fig. 151. *Sycon setosus*, Skleroblasten. *Spi* Spiculum, *ke* Kern. Nach O. MAAS.



Fig. 152. *Aplysina aërophoba*, Stück aus Kammerzone, zur Demonstrierung der körnerhaltigen Fortsätze der Bindezellen (*b.z*), *l.z* Lymphzelle.

sie überall durch die Van Giesontinktion rot gefärbt werden; während aber die Fibrillen der Vertebraten beim Kochen mit Wasser Leim geben (kollagene Substanz), gilt gleiches nicht für *Chondrosia* (Fig. 139) und wohl noch für viele andere Formen. Die Grundsubstanz, welche die Fibrillen verkittet, dürfte im wesentlichen identisch mit der des Grundgewebes sein.

Fasergewebe ist sehr verbreitet. Typische Beispiele sind: *Chondrosia* (Fig. 139), *Anemonia* (siehe im spez. Teil), *Astropecten* (Fig. 153),

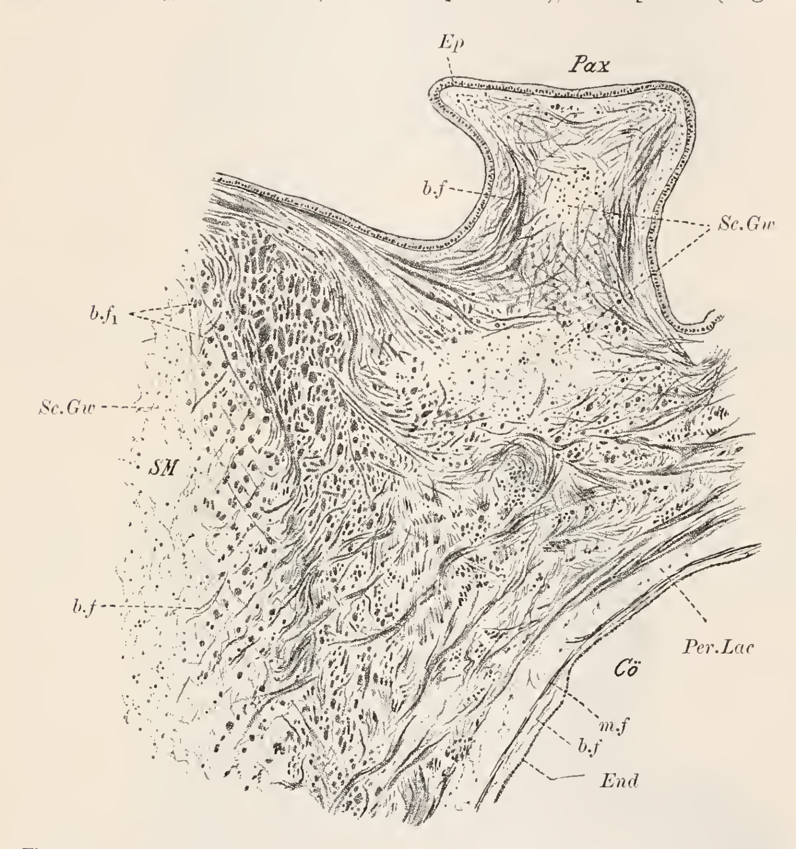


Fig. 153. *Astropecten aurantiacus*, Stück eines Armquerschnitts, zur Darstellung des Fasergewebes. *Pax* Paxille, *S.M* Supramarginalplatte, *Cö* Cölom, *Ep* Epiderm, *End* Endothel, *Per.Lac* Peritoneallacunen, *Sc.Gw* Skeletgewebe, *b.f* Bindefasern, *b.f*$_1$ desgl. quer, *m.f* Muskelfasern des Peritoneums.

Peripatus (Fig. 116), *Hirudo*, Chordascheide von *Ammocoetes* (Fig. 154), *Corium* (Fig. 155). Man unterscheidet ein straffes und ein retikuläres Fasergewebe, je nachdem der Verlauf der Fibrillen vorwiegend in zwei oder in drei Dimensionen statthat. Die erstere Ausbildungsweise kommt den Grenzlamellen, Scheiden und Sehnen zu, die zweite, gewöhnlich zarte, findet sich vorwiegend bei Ausfüllung von Lücken zwischen den Organen, z. B. innerhalb der Drüsen, der Darmmucosa. Bei grossen kompakten Fasermassen (*Chondrosia*), Cutis von *Astropecten* (Fig. 153) überwiegt bald die eine, bald die andere An-

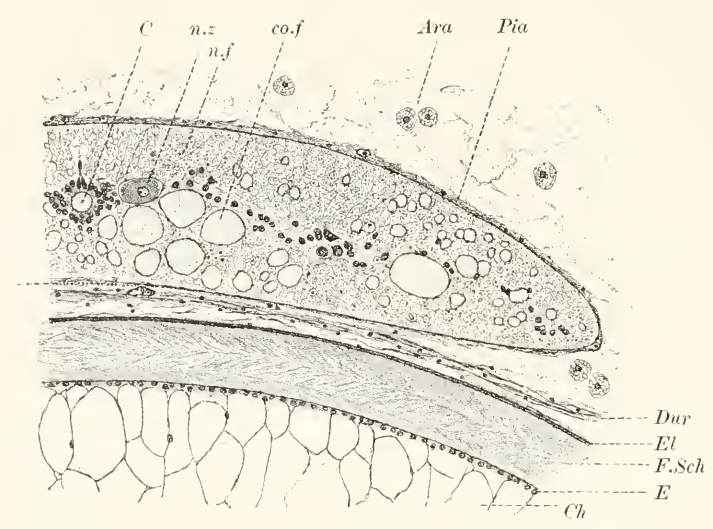


Fig. 154. *Ammocoetes*, Rückenmark und Chorda. *C* Centralkanal, *n.z* grosse Nervenzelle, *n.f* Nervenfaser, *co.f* Colossalfaser, *Pia* Pia Mater, *Ara* Arachnoidea, *Dur* Dura Mater, *Ch* Chorda, *E* Chordaepithel, *F.Sch* und *El* Faserlage und Elastica der Chordascheide.

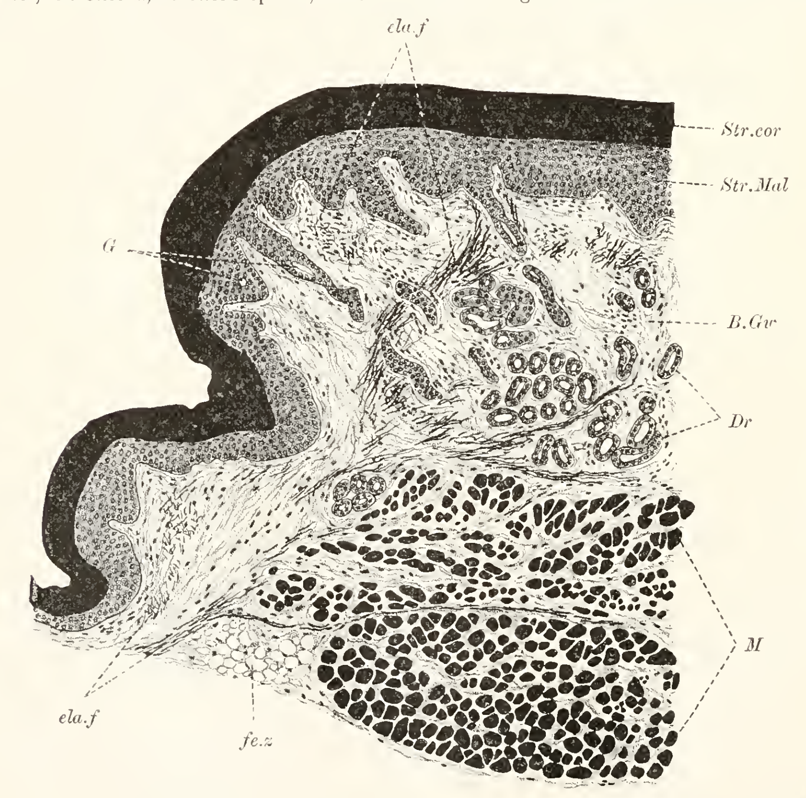


Fig. 155. *Mus musculus*, Schnitt durch einen Sohlenballen. Kombination eines mit Eisenhämatoxylin und eines mit der WEIGERT'schen Fuchsin-Resorcintinction gefärbten Schnittes. *Str.cor* und *Str.Mal* Stratum corneum und Malpighi, *B.Gw* Bindegewebe des Coriums, *ela.f* elastische Fasern, *Dr* Schweissdrüsenanschnitte, *G* Ausführungsgänge derselben im Epiderm, *M* Muskulatur, *fe.z* Fettzellen.

ordnung. Die Fibrillen bilden Fasern ziemlich gleichmässiger Stärke, welche sich mit anderen begleitenden oder durchflechtenden mittelst Fibrillenaustausches innig verbinden.

Die Zellen des Fasergewebes sind gewöhnlich nicht stark verästelt und oft endothelartig ausgebildet. Als typische Beispiele der letzteren Ausbildungsweise sind die sog. Chordaepithelzellen (Fig. 154 *Ammocoetes*) und die Cutis- und axialen Zellen von *Amphioxus* (siehe im spez. Teil) zu erwähnen.

Die zwischen den Fibrillen vorhandene Grundsubstanz zeigt oft abweichende chemische Beschaffenheit. Dadurch kommt es zur Ausbildung von vier Gewebsarten: Stab-, Knorpel-, Knochen- und elastisches Gewebe. Das Stabgewebe tritt an den Kiemen, z. B. von *Anadonta*, von *Ptychodera* (Fig. 156) und von *Amphioxus* (Fig. 157) auf und

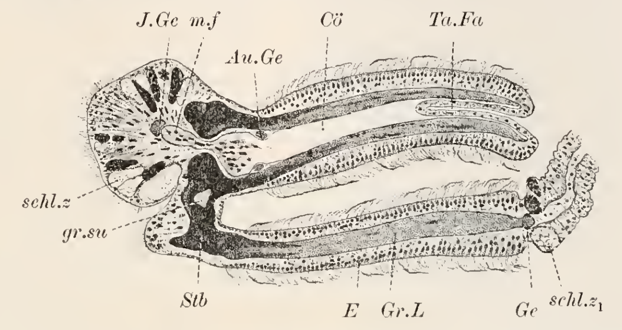


Fig. 156. *Ptychodera clavata*, ein Zungen- und Hauptbogen des Kiemendarms quer geschnitten. *schl.z* Schleimzelle des Innenstreifens der Zunge, *schl.z*$_1$, desgl. eines Septums an der Grenze zum Hauptbogen, *Ge* Gefäss des Letzteren, *J.*, *Au.Ge* Innen- und Aussengefäss der Zunge, *Cö* Cölom derselben, *m.f* Muskelfasern, *Ta.Fa* Falte der Kiementasche, in das Zungencölom vorspringend, *Gr.L* Grenzlamelle (Bogenplatte), *Stb* Stab, *gr.su* Grundsubstanz im Synaptikelstab, *E* Wimperepithel.

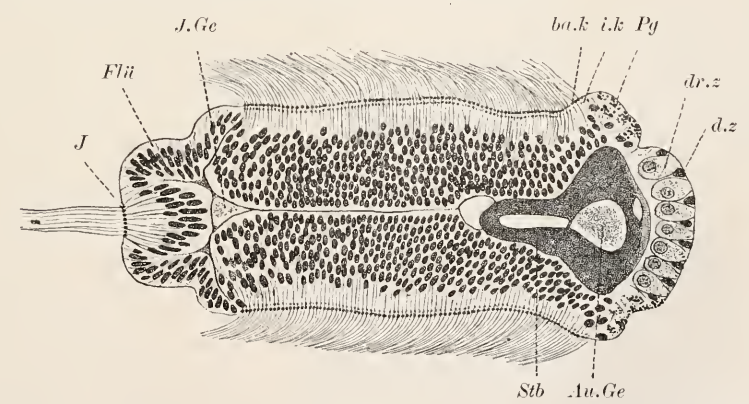


Fig. 157. *Amphioxus lanceolatus*, Zungenbogen des Kiemendarms quer. *dr.z*, *d.z* Drüsen- und Deckzelle des Drüsenstreifens, *Pg* Pigmentstreifen des Atriumepithels, *J* Innenepithel, *Flü* Flügelepithel, *ba.k*, *i.k* Basalkörner und innere Körner des Seitenepithels, *J.Ge* Innengefäss im Septum, *Au.Ge* Aussengefäss im Kiemenstab (*Stb*).

ist durch intensive Schwärzbarkeit der Grundsubstanz mit Eisenhämatoxylin charakterisiert. Hinsichtlich der Zellen zeigen sich keine Besonderheiten. Für das Knorpelgewebe, das in typischer Ausbildung nur den Vertebraten zukommt, ist sowohl charakteristische

Ausbildung der Grundsubstanz, wie der Zellen bezeichnend. Die Grundsubstanz (Fig. 158) ist ihrer chemischen Natur nach Chondrin[1]) und von fester, elastischer Beschaffenheit. Dass die oft schwer nachweisbaren eingelagerten Fibrillen nichts anderes als leimgebende Fibrillen sind, lehrt am besten der direkte Uebergang des Knorpels in das Fasergewebe des Perichondriums. Wo Fibrillen an Menge überwiegen, ergiebt sich der Faserknorpel, der z. B. in den Ligamenta intervertebralia vorkommt; im anderen Falle liegt hyaliner Knorpel vor, der zum Teil Vorläufer des Knochens, zum Teil in grösseren Mengen selbständig entwickelt ist (Gelenke, Rippen etc.). Die Zellen sind von runder, meist kurz ellipsoider Form (Fig. 127). In ihrer unmittelbaren Umgebung verhält sich der Knorpel meist etwas abweichend (Knorpelkapseln). In der Grundsubstanz älterer Knorpel können Kalksalze zur Ablagerung kommen (verkalkter Knorpel). Ueber elastischen Knorpel siehe weiter unten.

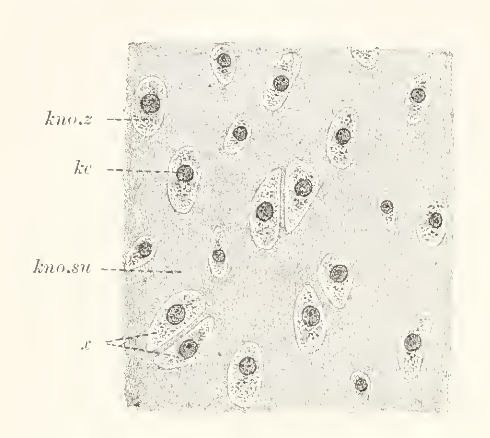


Fig. 158. *Rana esculenta*, Sternalknorpel. *kno.z* Knorpelzelle, *x* desgl. nach Teilung, *ke* Kern, *kno.su* Knorpelsubstanz.

Das Knochengewebe ist auf die Vertebraten beschränkt. Es enthält als Grundsubstanz das Ostein, welches wegen Gehalts an Kalksalzen hart und spröde ist. Die Kalksalze sind mit einer organischen Grundlage, welche nach Behandlung mit Säuren allein zurückbleibt, chemisch verbunden und an Schliffen nicht gesondert nachweisbar. Innerhalb des Osteins sind die leimgebenden Fibrillen schichtenweis regelmässig angeordnet (siehe bei Säugern im spez. Teil Näheres). Die Knochenzellen zeichnen sich durch Spindelform und zahlreiche regelmässig geordnete Fortsätze aus (Fig. 159); ein Teil ist nach Art eines Epithels dem Knochen angelagert und nur an der Berührungsfläche fortsatzbildend. Durch ausschliesslich epitheloide Lagerung der Zellen, sowie durch besondere Härte der Grundsubstanz, zeichnet sich das Zahnbein (Dentin) aus. Die Zellen senden hier einseitig lange Fortsätze in das Dentin, während die in ähnlicher Weise angeordneten Zellen der knöchernen Fischschuppen keine Fortsätze in den Knochen abgeben.

Das elastische Gewebe kommt ebenfalls nur den Vertebraten zu. Die Grundsubstanz enthält mehr oder weniger reichlich Fasern, welche gegen Säuren und Alkalien äusserst resistent sind, sich durch starkes Lichtbrechungsvermögen auszeichnen, verschiedene Stärke besitzen und meist zu Netzen oder auch zu gefensterten oder dichten Membranen verbunden sind. Spezifische Färbemittel sind Orcein und Weigert'sche Fuchsin-Resorcinlösung. Besonders durch Anwendung letzterer Methoden gelingt es nachzuweisen, dass die sog. elastischen Fasern der Invertebraten (Medusen z. B., Intima der Gefässe) nichts als Bindefasern vorstellen. Die elastischen Fasern finden sich regelmässig

[1]) Die chemische Natur schwankt sehr und zeigt selbst an ein und demselben Knorpelstück in manchen Fällen lokale Differenzen (z. B. bei *Petromyzon*).

in geringer Zahl dem Fasergewebe der höheren Vertebraten beigemischt. Von elastischem Gewebe kann erst gesprochen werden, wenn die elastischen Fasern die Bindefasern an Menge überwiegen (Fig. 160). Auch im Knorpel kommen in seltenen Fällen elastische Fasern vor, z. B. am Ohre (elastischer Knorpel), während sie dem Knochen fremd bleiben.

Hinsichtlich der Zellen liegt kein Unterschied des elastischen Gewebes gegen das Fasergewebe vor.

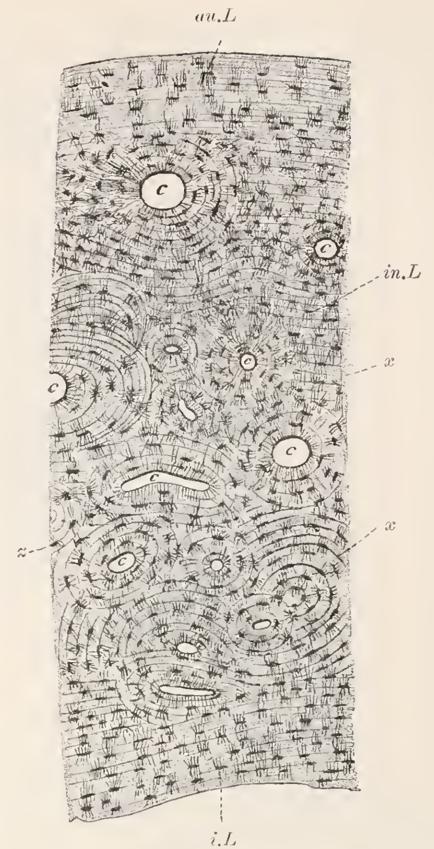


Fig. 159. *Homo,* Segment eines Querschliffes von einem Metacarpus. *c* HAVERS'sche Kanäle, *au.L* äussere Grundlamellen, *i.L* innere Grundlamellen, *in.L* interstitielle Lamellen, *x* Grenzlinien der Lamellen, *z* Knochenzellen. Nach KÖLLIKER.

Propagationszelle (Propagocyte).

Lage sehr variabel; mit oder ohne extra- und intracytäre Differenzierung (Eihäute, Wimpern [bez. Geisseln], Dotter); Funktion der Fortpflanzung oder nutritorische Hilfsfunktion.

Lage. Die Lage ist am besten bei Berücksichtigung der embryonalen Anlage unter bestimmte Gesichtspunkte zu bringen. Bei den Pleromaten treten die Keimzellen, aus denen sich alle Arten von Propagocyten entwickeln, selbständig profund oder im peritonealen Endothel der Leibeshöhle auf. Im letzteren Falle (siehe weiter unten bei Entwicklung genaueres) entwickeln sie sich im Cölom weiter; im ersteren Falle entweder dauernd solitär (Spongien) oder in kompakten Gonaden, die sich dem Enteroderm anlagern (Ctenophoren) oder innerhalb von Gonadenbläschen und -Schläuchen, die als spezielle Cölarräume (Gonocöl) aufzufassen sind (Fig. 163 Arthropoden). Bei den Coelenteriern liegen die Keimzellen entweder epithelial (*Anemonia*

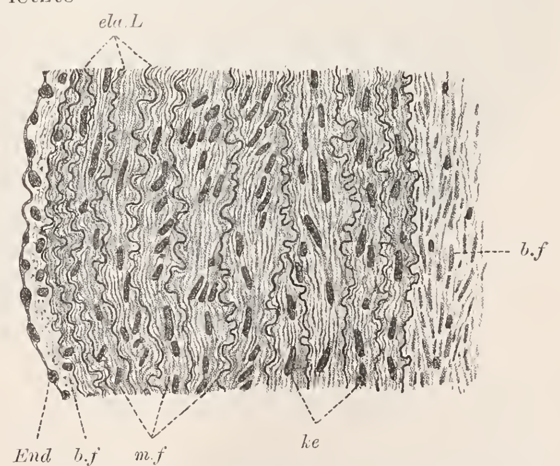


Fig. 160. *Lepus cuniculus,* Stück eines Querschnitts der Arteria pulmonalis. *End* Endothel, *b.f* Bindefasern, *m.f* glatte Muskelfasern, *ela.L* elastische Lamellen, *ke* Kerne.

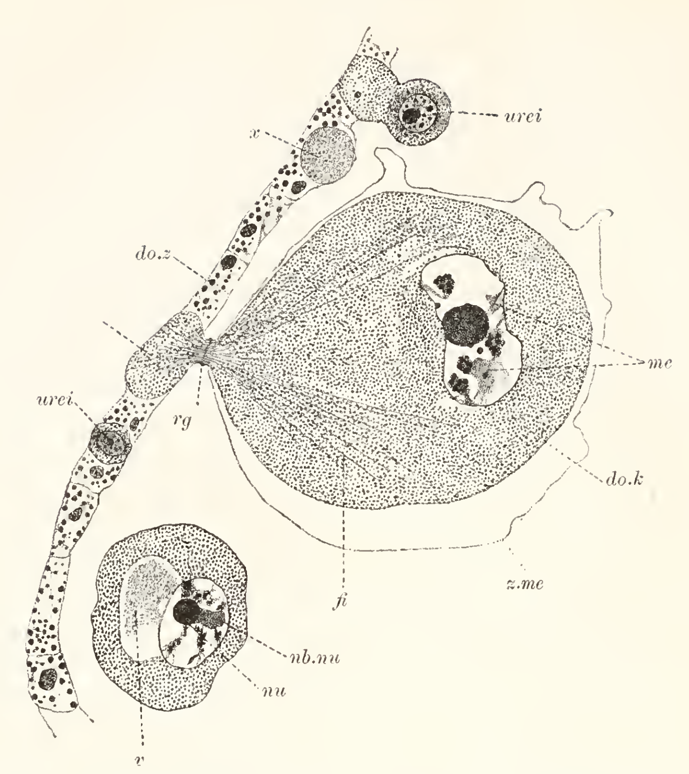


Fig. 161. *Anadonta mutabilis*, Anschnitt eines weiblichen Gonadenbläschens. *urei* Ureier, bei *x* seitlich getroffen, *do.z* Dotterzellen, *nu* Nucleolus, *nb.nu* Nebennucleolus, *me* flächenhaft angeschnittene Kernmembran, *do.k* Dotterkörner, *z.me* Zellmembran, *v* Vakuole, *rg* Ring (Schlussleiste?), *fi* Fibrillen.

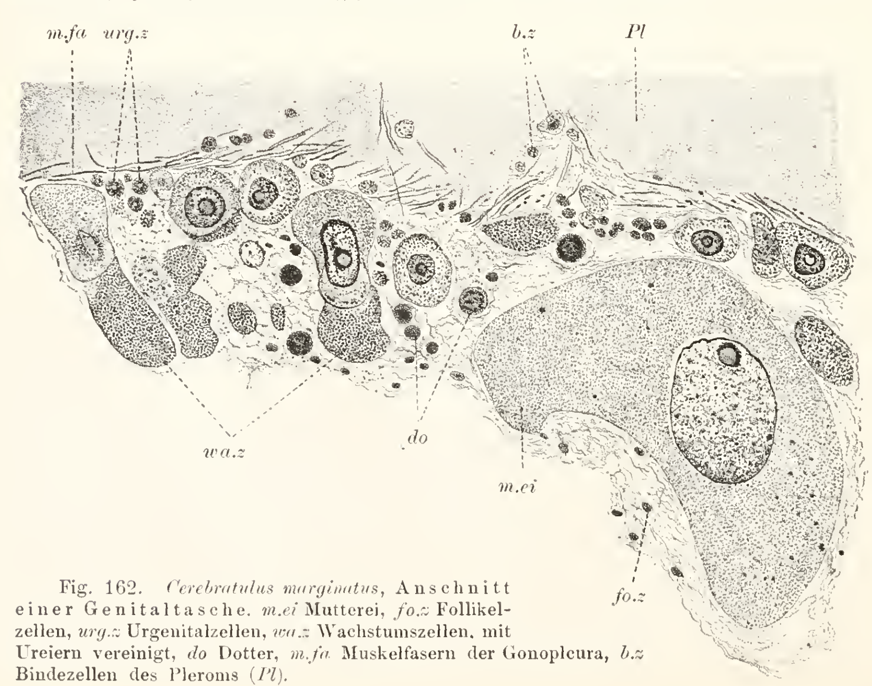


Fig. 162. *Cerebratulus marginatus*, Anschnitt einer Genitaltasche. *m.ei* Mutterei, *fo.z* Follikelzellen, *urg.z* Urgenitalzellen, *wa.z* Wachstumszellen, mit Ureiern vereinigt, *do* Dotter, *m.fa* Muskelfasern der Gonopleura, *b.z* Bindezellen des Pleroms (*Pl*).

Fig. 164) oder endothelial (Echinodermen, Vertebraten (Fig. 165); fraglich bleiben die Enteropneusten; über *Sagitta* und andere Formen siehe bei Entwicklung). Fast immer wandern die Keimzellen aus und entwickeln sich in subepithelialer (Cnidarier), oder in profunder Lage. Im allgemeinen lässt sich von den Genitalzellen sagen, dass sie gegenüber den anderen Zellen des Organismus sehr selbständig auch ihrer Lage nach erscheinen, was sich vielfach im zeitig gesonderten Auftreten bei der Embryonalentwicklung dokumentiert (siehe auch bei Organologie).

Form. Die Form ist eine gestreckte oder

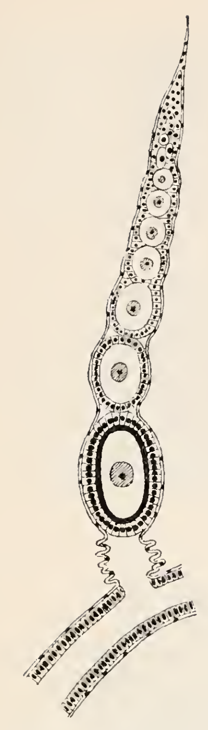


Fig. 163. Eischlauch der Arthropoden vom einfachen Typus im Längsschnitt (Schema). Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

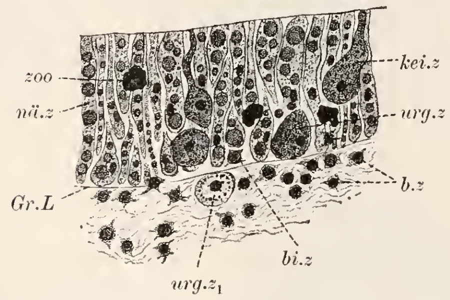


Fig. 164. *Anemonia sulcata*, Stück eines Keimstreifens von den Mesenterialwülsten. *nä.z* Nährzelle, *zoo* Zooxanthelle, *kei.z* Keimzelle, *urg.z* Urgenitalzelle, *urg.z*$_1$ desgl., in Grenzlamelle, *Gr.L* Grenzschicht der Lamelle, *bi.z* Bildungszelle, *b.z* Bindezelle.

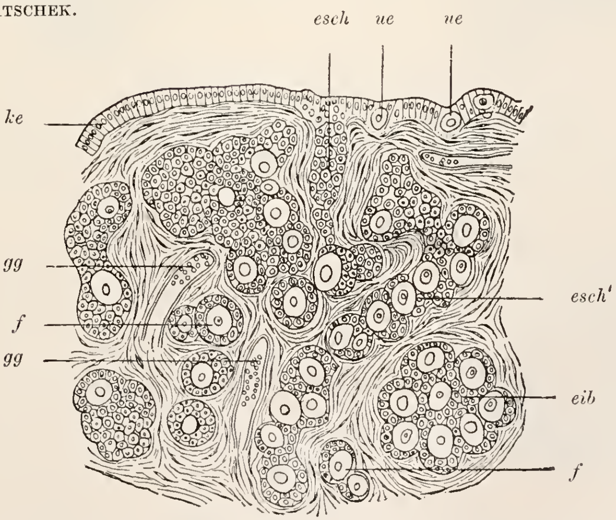


Fig. 165. Teil eines sagittalen Durchschnittes vom Eierstock eines neugeborenen Kindes. Stark vergr. (nach WALDEYER). *ke* Keimepithel, *esch* PFLÜGERsche Schläuche, *ue* im Keimepithel gelegene Ureier, *esch'* langer in Follikelbildung begriffener PFLÜGER'scher Schlauch, *eib* Eiballen, ebenfalls in der Zerlegung in Follikel begriffen, *f* jüngste, bereits isolierte Follikel, *gg* Gefässe. In den Schläuchen und Eiballen sind die Primordialeier und die kleineren Epithelzellen, das spätere Follikelepithel, zu unterscheiden. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

abgerundete, fast immer glatt begrenzte; nur an wandernden Urgenitalzellen kommen amöboide Fortsätze vor; manche Spermien haben lange starre Fortsätze (Fig. 166). Die mannigfaltige Gestalt der reifen Spermien ist meist durch die extracytäre Differenzierung bedingt (siehe dort). Sehr regelmässig ist die Form der Eizellen, vor allem der Eier.

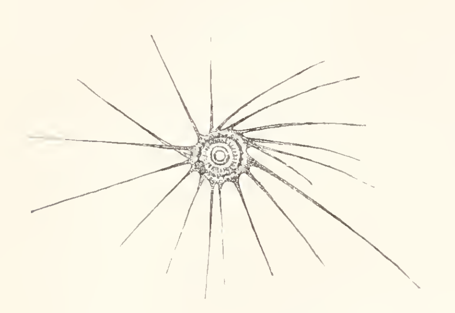
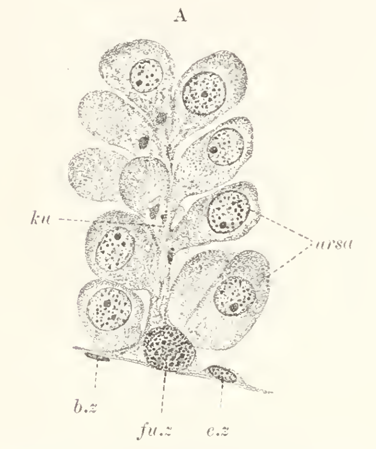


Fig. 166. *Astacus fluviatilis*, Samen. Nach GROBBEN.

Verband. Die Art des Verbandes ist verschieden, je nach der Bestimmung der Zellen. Die Eizellen und Spermogennen liegen solitär oder in Follikel eingeschlossen; in den Spermogennen stehen die Spermazellen zeitweis infolge unvollständiger Teilung mit einander



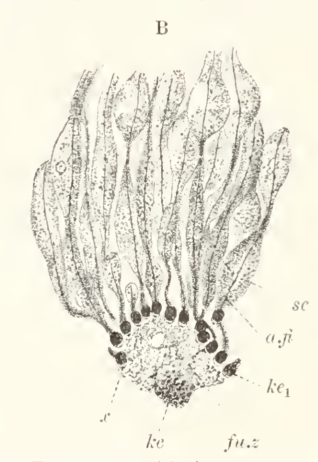


Fig. 167. *Helix pomatia*, Samenzellen an Fusszelle (*fu.z*) ansitzend, A Ursamen (*ursa*), B reifende Spermien. *ke* Kern der Fusszelle, ke_1 Kern der Spermien, *ku* Kuppelung mit Spindelrestkörpern, *a.fi* Achsenfibrille, *sc* Sarc, *x* Spitzenteil der Spermien, *e.z* Cölothelzelle der Gonade, *b.z* Bindezelle.

in direktem Zusammenhang und sind, bei der Spermienreifung, gleichsinnig orientiert; nicht selten sind die Spermogennen mit ernährenden Trophocyten (Fusszellen) verschmolzen (Fig. 167 *Helix*). Die epithelial gelegenen Trophocyten sind wahrscheinlich immer durch Schlussleisten (z. B. bei *Anadonta*) verbunden; für die Follikelzellen gilt vielleicht dasselbe. Die Auxocyten verschmelzen mit den Eizellen.

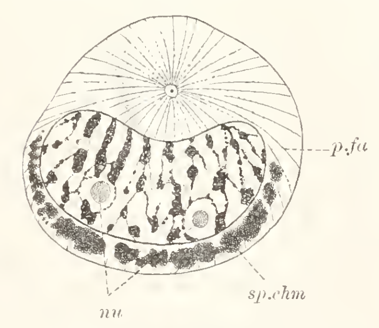


Fig. 168. *Salamandra maculosa*, Urgenitalzelle aus dem Hoden. *p.fa* Polfaden, *nu* Nucleolus, *sp.chm* Spermochondrom.

Sarc. Ueber die verschiedenen Zellarten siehe bei Entwicklung. Die Anordnung des Gerüsts ist noch in keinem Falle völlig genau analysiert. In manchen Urgenitalzellen (Fig. 168 *Salamandra*) und Oogonien

(Fig. 169 *Synapta*) sind die Fäden centriert, in Oogonien von *Anadonta* (Fig. 161) einachsig angeordnet. Das letztere gilt auch für die Trophocyten. Die vielfach nachweisbaren Fäden können fibrillenartig ausgebildet sein (Fig. 161 *Anadonta*).

Ein kinetisches Centrum ist in den erwähnten Fällen centrierter Gerüstanordnung als Centrosom mit eingelagertem Diplochonder

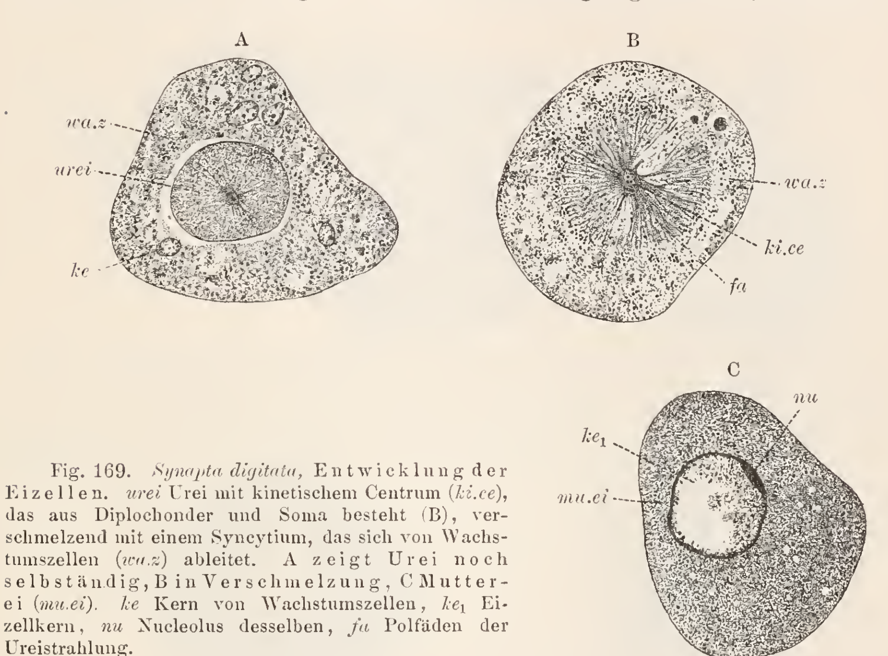


Fig. 169. *Synapta digitata*, Entwicklung der Eizellen. *urei* Urei mit kinetischem Centrum (*ki.ce*), das aus Diplochonder und Soma besteht (B), verschmelzend mit einem Syncytium, das sich von Wachstumszellen (*wa.z*) ableitet. A zeigt Urei noch selbständig, B in Verschmelzung, C Mutterei (*mu.ei*). *ke* Kern von Wachstumszellen, ke_1 Eizellkern, *nu* Nucleolus desselben, *fa* Polfäden der Ureistrahlung.

nachweisbar. An den reifen Spermien mit Geissel ist es stark entwickelt und bildet zum Teil das Mittelstück der Spermien (Fig. 634 *Salamandra*), zum Teil ist es auf den Schwanz verlagert (siehe Genaueres im spez. Teil bei *Salamandra*).

Das Hyalom ist bei den Dotter- und Eizellen gewöhnlich mit mächtig entwickeltem Chondrom (Dotter, siehe bei intracytärer Differenzierung) ausgestattet. In den Spermazellen und Fusszellen finden sich Körner eingelagert (sog. Mitochondrien), die als Trophochondren zu deuten und als Spermochondren zu unterscheiden sind. Ausserdem enthalten die Spermazellen das sog. Idiozom (Meves), eine körnige oder homogene Substanz, die während der Zellentwicklung Beziehungen zum kinetischen Centrum aufweist, in den reifen Spermien aber opponiert zum letzteren zu liegen kommt und den Pol charakterisiert, der bei der Befruchtung in das Ei eindringt. Vielleicht übt das Idiozom einen Reiz auf das Eisarc aus, welcher letzteres zur Bildung der Dotterhaut veranlasst.

Intracytäre Differenzierung (Dotter). Der Dotter kommt den Eizellen (Fig. 161 *Anadonta*) und den als Dotterzellen bezeichneten Trophocyten (Fig. 145 *Dendrocoelum*, Fig. 170 *Ptychodera*) zu. Er stellt reiche Ansammlungen von spezifischen Trophochondren vor, die als Lecithochondren zu bezeichnen sind und im einzelnen selbst

wieder mannigfaltige chemische Differenzen aufweisen. Enorme Quantitäten von Dotter finden sich z. B. im Vogelei (Fig. 172).

Extracytäre Differenzierungen. Diese sind allseitig bei Eiern, einseitig bei Samen und Follikelzellen, können bei Samen aber auch ganz fehlen. Bei den Eiern tritt unmittelbar nach der

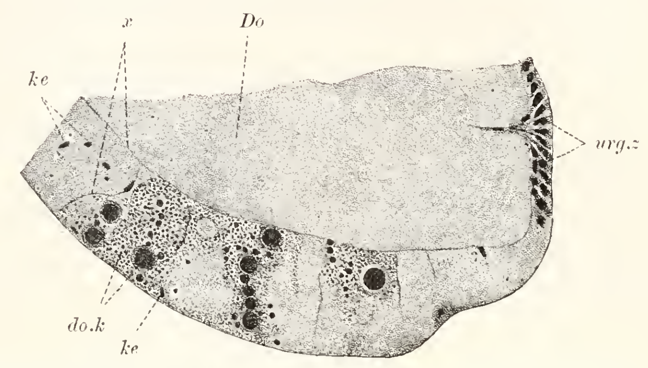


Fig. 170. *Ptychodera clavata*, unreife Gonade, *Do* Dotter im Innern, *ke* Kerne der Dotterzellen, *x* Conturen, *do.k* Dotterkörner derselben, *urg.z* Urgenitalzellen.

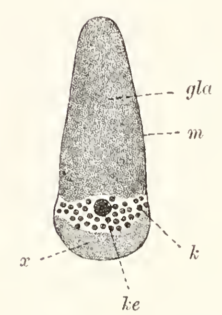


Fig. 171. *Ascaris megalocephala*, reifes Spermion. *gla* Glanzkörper, *m* Membran, *ke* Kern, *k* Körner fraglicher Bedeutung, *x* homogene Kappe.

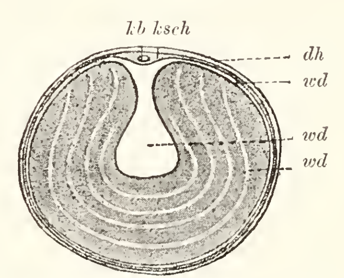


Fig. 172. Eizelle (Eidotter) des Huhns aus dem Eierstock (nach HERTWIG). *ksch* Keimscheibe (Plasma), *kb* Keimbläschen, *wd* weisser Dotter im Centrum und in konzentrischen Lagen angeordnet, *dh* Dotterhaut. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

Befruchtung eine sog. Dotterhaut auf, die durch Ausscheidung einer homogenen Grundsubstanz, vielleicht in manchen Fällen unter Beteiligung des Gerüsts (*Ascaris*, äussere Hautschicht (?)) zu stande kommt (Fig. 173 *Ptychodera*). Durch die Follikelzellen kann eine zweite Haut abgeschieden werden, die als Chorion bezeichnet wird. Wenn die Bildung der Häute vor der Befruchtung erfolgt, bleibt eine Lücke (Mikropyle) oder ein Lückensystem (Mikropylapparat) in der Haut, durch welche das Spermion eindringen kann (z. B. Fische, Insekten).

Bei den Spermien entwickelt sich während der Reifung in den meisten Fällen ein lokomotorischer Apparat (Schwanz), der als modificierte, mächtig ausgebildete Geissel zu deuten ist und demgemäss von Fortsetzungen der Sarcfäden, in einer noch ungenügend bekannten Weise, gebildet wird. Er hat entweder einfach die Form einer

langen Geissel (Fig. 174 *Hydra*) oder kombiniert sich mit einer undulierenden Membran (siehe im spez. Teil bei *Salamandra*); von anderen Varianten sei noch die Ausbildung mehrerer Geisseln (Fig. 175 *Paludina*) erwähnt, wodurch die Verwandtschaft des Schwanzes mit der typischen Wimperung der Epithelzellen anschaulich wird. An den Schwanz kann

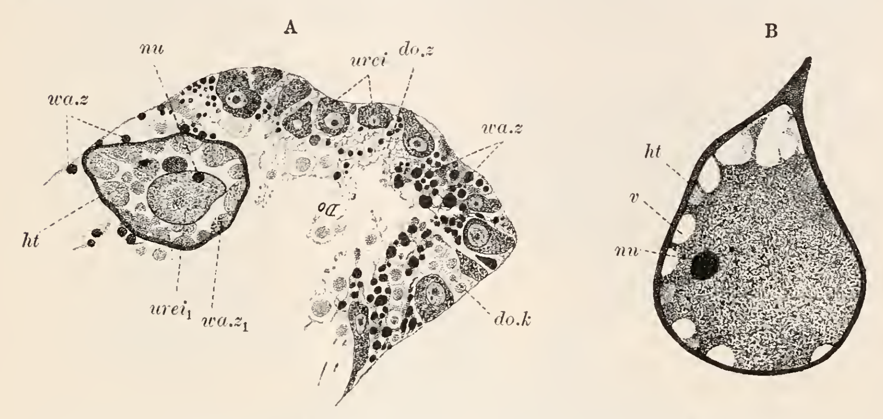


Fig. 173. *Ptychodera clavata*, reifende Gonade (A) und Mutterei (B). *urei* Ureier, $urei_1$ desgl., in Verschmelzung mit Wachstumszellen ($wa.z_1$) begriffen, *wa.z* freie Wachstumszellen, *ht* Haut, *do.z* Reste der Dotterzellen, *do.k* Dotterballen, *v* Vakuole, *nu* Nucleolus des Ur- und Muttereies.

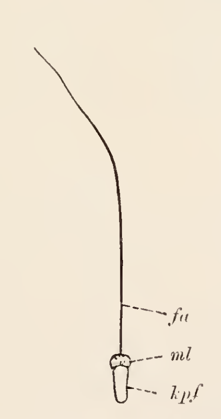


Fig. 174. *Hydra fusca*, Spermion, nach K. C. SCHNEIDER. *fa* Schwanzfaden, *m* Mittelstück, *kpf* Kopf.

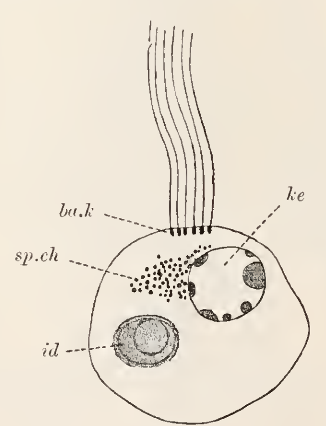


Fig. 175. *Paludina vivipara*, reifendes Spermion. Nach MEVES. *ke* Kern, *ba.k* Basalkorn, *sp.ch* Spermochondren, *id* Idiozom.

sich einseitig eine Vorwucherung des Sarcs anlegen (siehe bei *Salamandra*), womit die Verschiebung eines Teils des kinetischen Centrums verbunden ist. Manche Formen haben zwei Arten von Spermien.

Entwicklung. Die Zusammenfassung aller hier erwähnten Zellen ergiebt sich aus dem Entwicklungsgang derselben. Sie entstehen aus Keimzellen, die am ausgebildeten Tiere in den meisten Fällen noch nachweisbar, vielfach aber bereits in höher differenzierte Elemente umgewandelt sind (z. B. Vertebraten). Es lässt sich in den beiden Abteilungen der Metazoen meist ein Unterschied im Beginn des

Entwicklungsganges feststellen; wir beginnen die nähere Betrachtung daher mit den Coelenteriern.

Coelenterier. Die Propagationszellen werden als Keimzellen im Ektoderm (Hydroiden), Entoderm (Anthozoen) oder im Endothel der Leibeshöhle (Echinodermen, Vertebraten) angelegt. Bei *Sagitta* erscheinen sie schon embryonal gesondert und reifen, wie bei vielen Pleromaten und ferner auch bei vielen Tentaculaten, im Cölom. Meist wandern sie aber nach bestimmten Entwicklungsstätten aus, die profund oder subepithelial (*Anemonia*) gelegen sind; während der Auswanderung differenzieren sie sich entweder allein zu Urgenitalzellen (z. B. Cnidarier) oder, z. B. bei den Vertebraten, zu Urgenitalzellen und Trophocyten. Die Trophocyten sind bei den Vertebraten als Follikelzellen (Fig. 165) und SERTOLI'sche Zellen (♂), bei den Enteropneusten als Dotterzellen (Lecithocyten)

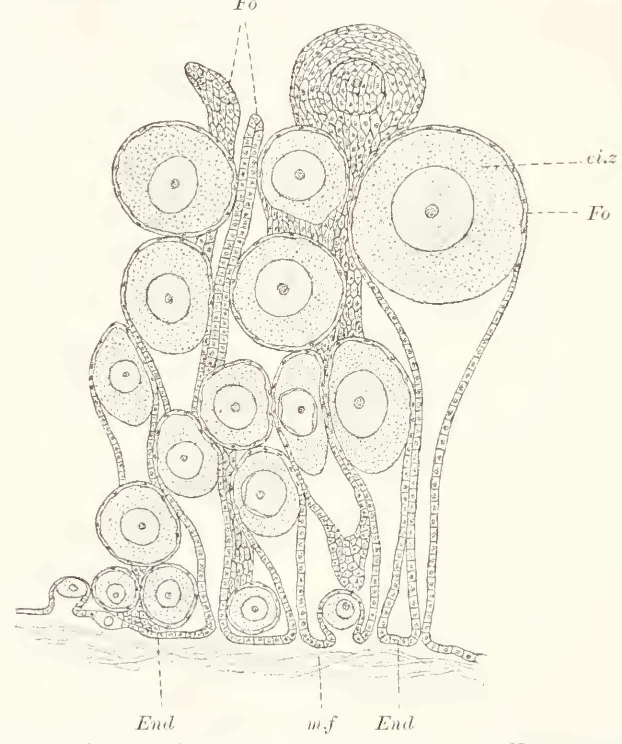
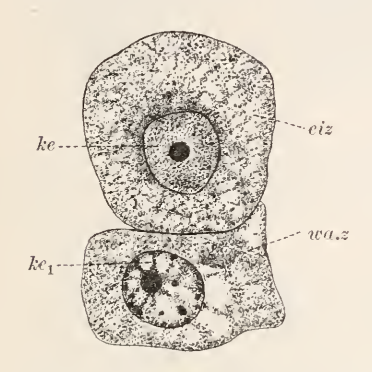
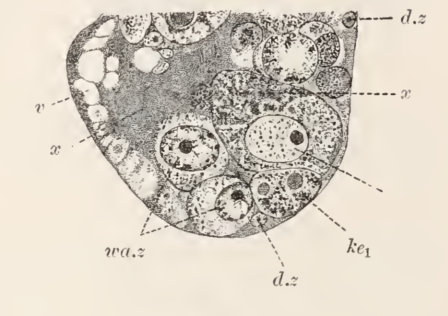


Fig. 176. *Chiton sp.*, Stück des Gonocöls, nach B. HALLER. *ei.z* Eizelle, *Fo* Follikel, *m.f* Muskelfasern, *End* Endothel des Gonocöls (links ist eine Keimzelle im Endothel dargestellt). Siehe Seite 96.

(Fig. 170) ausgebildet. Bei den Enteropneusten sind übrigens Keimzellen nicht bekannt; die Urgenitalzellen und Trophocyten treten hier nebeneinander auf. Während die Trophocyten keine auffällige Weiterentwicklung durchmachen und schliesslich zu Grunde gehen, entwickeln sich die Urgenitalzellen, welche gleich den Keimzellen vermehrungsfähig sind, entweder allein zu den Genitalzellen (z. B. Vertebraten), oder im weiblichen Geschlecht, z. B. bei Cnidariern, Echinodermen und Enteropneusten, ausser zu Genitalzellen

auch zu Wachstumszellen (Auxocyten), welche sich den Genitalzellen angliedern und vollständig, unter Zerfall des Kernes, in diesen aufgehen (Fig. 177 *Tubularia*, Fig. 173 *Ptychodera*, Fig. 169 *Synapta*). Der Unterschied der Follikelzellen zu den Wachstumszellen erscheint bei vielen Vertebraten verwischt. Die ersteren entwickeln Nährstoffe, welche vom Sarc der weiblichen Genitalzelle (Eizelle) assimiliert werden. Die Wachstumszellen stimmen dagegen in ihrem Bau mit den jungen





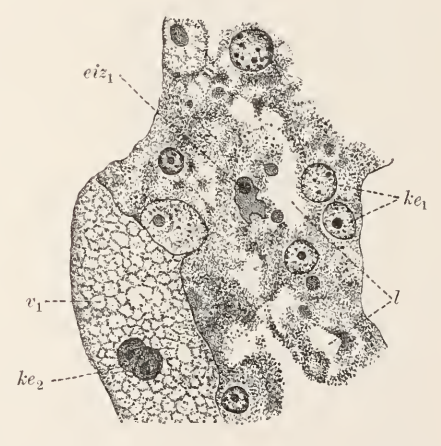


Fig. 177. *Tubularia mesembryanthemum*. Wachstum der Eizellen (*eiz*). *ke* Kern der Eizellen mit feiner Granulation, ke_1 Kern der Wachstumszellen (*wa.z*) mit Mitom, ke_2 degenerierender Kern gefressener Wachstumszellen, in einer ausgewachsenen Eizelle gelegen, deren Gerüst regelmässig vacuolär (v_1) ausgebildet ist, eiz_1 Eizelle in Verschmelzung mit Wachstumszellen begriffen, *l* Lymphansammlungen, *x* Zerfallsgerinnsel, *d.z* Deckzellen des Spadix, *v* Vakuolen.

Eizellen überein und die Verschmelzung hat zweifellos die Bedeutung, die Quantität des speicherfähigen Chondroms der Eizelle zu vermehren. Somit ist das Ei in den meisten Fällen ein Syncytium, dessen Einheit durch Degeneration der Wachstumszellkerne gewahrt bleibt. Gerüst und kinetische Centren der Auxocyten dürften degenerieren, da das centrierte Gerüst der Eizelle bei *Synapta* (Fig. 169) das Auxosarc durchwächst.

Die aus den Urgenitalzellen hervorgehenden Genitalzellen sind nach dem Geschlecht des Tieres als Eizellen (Oocyten) oder Samenzellen (Spermocyten) zu bezeichnen. Sie machen mehrere Entwicklungsperioden durch, welche zur Aufstellung bestimmter Bezeichnungen nötigen. Die Ausgangsformen der Ei- und Samenzellen sind die Ureier (Oogonien) und Ursamen (Spermogonien Fig. 178). Während die Urgenitalzellen in beiden Geschlechtern gleich beschaffen sind, differieren die Oogonien und Spermogonien von einander. Die Oogonien teilen sich nicht und wachsen zu bedeutender Grösse, entweder unter Beteiligung von Wachstumszellen oder ohne dieselbe, heran; die Ursamen teilen sich und vermindern dabei fortgesetzt ihr Volumen. Charakteristisch ist für die Ursamen unvoll-

ständige Teilung, wodurch sich innige Zusammengehörigkeit aller von einer Urgenitalzelle abstammenden Samenzellen, auch der späteren Teilungsformen (siehe unten) ergiebt. Eine solche Gruppe von Samen-

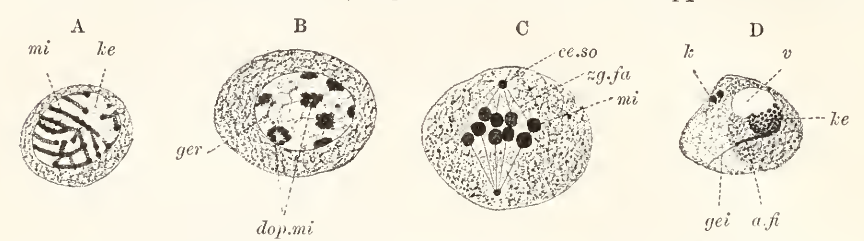


Fig. 178. *Helix pomatia*, Samenzellen. A Ursamen, B und C Muttersamen, D junges Spermion. *mi* Miten, *dop.mi* Doppelmiten (sog. Vierergruppen), *ke* Kern, *ger* Gerüst desselben, *ce.so* Centrosom, *zg.fa* Zugfaden, *k* Körner fraglicher Bedeutung, *v* Vakuole (aus Kern austretende Lymphe), *a.fi* Achsenfibrille, *gei* Geissel (Schwanzfaden, ausserhalb der Zelle gelegen, in Entstehung begriffen).

zellen ist als Samenzellsippe (Spermogenne Fig. 167) zu bezeichnen. Sie ist einer Eizelle ontogenetisch gleichwertig.

Aus den Oogonien und Spermogonien gehen die Oometren[1]) (Muttereier) und Spermometren (Muttersamen)[1]) hervor. Muttersamen liegen nach Abschluss der letzten Spermogonienteilung vor; die Spermogenne besteht jetzt aus Spermometren, die sich zunächst nicht mehr teilen und bestimmte charakterische Umordnungen des Kernmitoms durchmachen. Bei den Eizellen ist eine Unterscheidung von Muttereiern und Ureiern durch vielfach wesentlich verändertes Aussehen bedingt. Die Zellverschmelzungen beschränken sich auf die Ureiperiode; sobald das Sarc gleichmässig ausgebildet erscheint, ist von Muttereiern zu reden, die noch eine bedeutende Vergrösserung durch reichliches Auftreten von Dotterkörnern erfahren können. Meist ist der Unterschied von Ureiern und Muttereiern ein auffallender; man betrachte z. B. Fig. 169 (*Synapta*). Bei den Säugern dürfte dagegen eine Abgrenzung beider schwer fallen.

Auch die Muttereier zeigen eine eigenartige Umbildung des Nukleomitoms, die in der Ausbildung von Doppelmiten (siehe bei Cyte) besteht. Jedes Mutterei und jeder Muttersamen machen rasch hintereinander zwei Teilungen durch, welche als Reifeteilungen der Genitalzellen bezeichnet werden. Die Teilungen liefern bei den Samenzellen gleichwertige Produkte; zuerst die Tochtersamen (Spermopäden), dann die jungen Samen (junge Spermien). Bei den Eizellen sind die Teilungsprodukte ungleichwertig. Bei der ersten Teilung ergiebt sich eine Oopäde (Tochterei) und die erste Richtungszelle (Polzelle); bei der zweiten Teilung, die sich fast immer auf die Oopäde beschränkt, ergeben sich das Ei (Oon, Ovum) und die zweite Richtungs- (Pol-)zelle (siehe im spez. Teil bei *Ascaris*). Falls sich die erste Polzelle nochmals teilt, liegen jetzt deren drei vor, die dem Ei einseitig anhaften und degenerieren (Richtungskörper). In seltenen Fällen sind die Teilprodukte auch bei den Eizellen von annähernd gleicher Grösse.

Mit der Ausstossung der Richtungszellen ist für die Eizellen der Entwicklungsgang abgeschlossen und Befruchtung und Furchung können

[1]) Die minder geeignete, vielfach nichtsbesagende, ältere Nomenklatur wird in diesem Buche nicht angewendet.

unmittelbar folgen. Ueber die Reifung der Spermien siehe genaueres im spez. Teil bei *Salamandra.*

Pleromaten.

Bei den Pleromaten ist der Entwicklungsgang etwas einfacher, insofern als die Keimzellen nicht aus dem Cölothel in profunde Lage auswandern. Bei den Spongien liegen die Urgenitalzellen in der Gallerte verstreut und machen ihre weitere Entwicklung in solitärer Lage durch, wobei sie sich mit einem Follikel umgeben, der von Bindezellen gebildet wird. Bei den Ctenophoren liegen Keimzellen seitlich neben den Gonadenwülsten zwischen den Nährzellen der Genitalgefässe (Fig. 230) und differenzieren sich an den weiblichen Gonaden der *Beroë* zu Dotterzellen und Urgenitalzellen. Bei den meisten Anneliden participieren die Keimzellen an der Bildung des peritonealen Endothels und es bleibt fraglich, ob sie von den übrigen Endothelzellen von Anfang an differieren. Sie entwickeln sich zu Dotter- oder Follikelzellen (Fig. 176) und zu Urgenitalzellen. Bei den Plathelminthen und meisten Mollusken treten die Keimzellen gesondert auf; doch entwickeln sie sich in sekundär entstehenden, zum Teil von indifferentem Endothel ausgekleideten Hohlräumen, die als Gonocöls aufzufassen sind. Ein scharfer Unterschied ist vielfach zwischen Propagocyten und den übrigen Endothelzellen nicht zu machen (siehe dagegen bei Arthropoden und Nematoden). Dotterzellen zeigen z. B. alle Plathelminten (Fig. 145 *Dendrocoelum*) und *Anadonta* (Fig. 161); Follikelzellen finden beispielsweise sich bei *Cerebratulus* (Fig. 162) und *Chiton* (Fig. 176). Dem männlichen Geschlechte kommen vielfach Trophocyten zu, denen sich die Spermogennen innig anlegen. Sie werden als Fusszellen (Pedocyten) unterschieden (Fig. 167). Wachstumszellen zeigt z. B. *Cerebratulus* (Fig. 162).

Bei den Arthropoden und Nematoden sind die Gonaden langgestreckte Schläuche, an deren blindem spitzem Ende eine oder mehrere Keimzellen liegen, die bei den Arthropoden sowohl Urgenital- und Follikelzellen, bei den Nematoden (*Ascaris*) dagegen nur Urgenitalzellen liefern. Der Entwicklungsgang ist bei *Ascaris* dadurch interessant, dass die Urgenitalzellen beider Geschlechter sich unvollkommen teilen (Bildung der Rhachis), dass die Spermogonien sich überhaupt nicht teilen, dagegen Dotter entwickeln und relativ beträchtliche Grösse erreichen, während die Eizellen des Dotters entbehren.

Zur raschen Orientierung über den komplizierten Entwicklungsgang diene das folgende Schema.

Keimzelle (teilt sich).

Urgenitalzelle (teilt sich) — Nährzelle { Fusszelle bei ♂ / Dotterzelle, Follikelzelle } bei ♀

Hilfszellen der Entwicklung.

Genitalzelle — Wachstumszelle (nur bei ♀)

Samenzelle — Eizelle

1. Stadium: Ursamen (teilt sich) — Urei
2. Stadium: Muttersamen — Mutterei

erste Reifeteilung

3. Stadium: Tochtersamen — Tochterei (erste Richtungszelle)

zweite Reifeteilung

4. Stadium: junger Samen — Ei (zweite Richtungszelle)
5. Stadium: reifer Samen — Ei

Zelle (Cyte).

Aus den obigen Kapiteln über die verschiedenen Zellarten lässt sich ein allgemeines Bild über die morphologischen Eigenschaften der Zelle entwerfen. Bei dieser Gelegenheit soll auch der Kern eine eingehende Analyse erfahren, deren Voraussetzung die Kenntnis des Teilungsvorganges ist. Es wird also auch auf die Zellteilung einzugehen sein.

Polarer Bau. Begrenzung. Symmetrie.

Form. Alle Zellen besitzen eine Hauptachse, deren Verlauf durch die Lage von Kern und kinetischem Centrum bestimmt wird. Ausnahmen scheinen Zellen zu machen, deren Centrochonder im Kern liegt (Spermometren von *Ascaris megalocephala univalens*, vor Reifeteilung, siehe im spez. Teil); da diese Lage aber keine dauernde ist, so lässt sich doch eine Hauptachse konstruieren. Am deutlichsten tritt sie an cylindrischen Epithelzellen hervor. Beide Enden der Hauptachse verhalten sich ungleich (polare Differenzierung der Zelle, Hatschek). Das eine, welches an die Oberfläche des Epithels stösst, ist durch die Lage des kinetischen Centrums gekennzeichnet und wird als distales Ende bezeichnet. Dem anderen, entgegengesetzt gelegenen, liegt der Kern genähert; es stellt das basale Ende vor. Die distale Endfläche heisst auch Oberfläche, die basale Unter- oder Basalfläche; beide zusammen sind als Endflächen, alle übrigen Flächen der Zelle als Seitenflächen zu bezeichnen. Ein gemeinsamer Ausdruck für sämtliche Flächen ist Peripherie der Zelle (periphere Flächen).

Ausser durch die Lage von Kinocentrum und Kern macht sich der polare Bau an der epithelialen Zelle bemerkbar in verschiedener Differenzierung des Sarcs an den verschiedenen Flächen. Die Oberfläche ist allein Bildnerin von Wimpern, Stäbchen, perceptorischen Elementen (Blepharium, Rhabdorium, Perceptorium) und der Cuticula (Tektorium); die Basalfläche entwickelt allein effektorische Nervenfasern, Muskelfasern und Bindesubstanz.

Die rechtwinklig zur Hauptachse gestellten Nebenachsen der Epithelzellen sind entweder sämtlich gleichwertig, oder es gewinnen zwei oder eine einzige die Oberhand. Im ersteren Falle reden wir von vielstrahlig symmetrischem Bau der Zellen (meiste Epithelzellen), in den anderen Fällen von zweistrahlig (Leberzellen z. B.) oder einstrahlig symmetrischem Bau (Tunnelzellen des Corti-schen Organs z. B.). Die Achsenzahl wird durch die Lage und Form der extra- und intracytären Differenzierungen, oft aber auch nur durch die Lage der Zellen bestimmt (Leberzellen z. B.). Die Ausbildung einer Muskelfaser bedingt zweistrahlige Symmetrie; die Anordnung des Perceptoriums vielfach einstrahlige Symmetrie (Hörzellen im Corti'schen Organ, Retinulazellen des Arthropodenauges, siehe bei *Palämon*, spez. Teil).

Verwischung des polaren Baues.

Bereits an den Epithelzellen kann eine Verwischung des polaren Baues angebahnt erscheinen. An stark abgeplatteten Zellen kommt das kinetische Centrum vielfach neben den Kern, meist in Einbuchtungen desselben zu liegen (Fig. 5 *Amphioxus*). Beide Zellenden sind noch durch ihre Lagebeziehungen wohl gekennzeichnet. Wenn, wie bei allen profund gelegenen Zellen, eine Oberfläche ganz entfällt, ist die Bestimmung des Verlaufs der Hauptachse oft unmöglich. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Muskelzellen, da die meist einseitig zum Kern gelegene Faser die basale Fläche bezeichnet,

zu welcher die durch den Kern gehende Hauptachse rechtwinklig gestellt sein muss. Die Längsachse der Muskelzelle ist eine mächtig entwickelte Nebenachse. An den Muskelzellen mit allseitig entwickelter Faser (*Hirudo*), vor allem aber an den Myen, ist die Bestimmung der Hauptachse zur Zeit unmöglich. Das Gleiche gilt für die Bindezellen. Durch die Lage von Kern und kinetischem Centrum kann die Hauptachse markiert sein; als Notwendigkeit erscheint es aber nicht. Bindesubstanz wird von allen Flächen abgeschieden, Fortsätze können scheinbar (siehe unten) nach allen Richtungen entwickelt werden. Auch kann aus der Lage des Centrums in einer Kernbucht nicht immer auf seitliche Lage geschlossen werden, da Einkerbungen des Kerns an allen Seiten desselben auftreten können. Im allgemeinen darf man aber wohl annehmen, dass bei runder Zellform Kern und kinetisches Centrum in der Hauptachse liegen. Dafür sprechen die Teilungsvorgänge an den Genitalzellen, welche oft zu epitheloider Anordnung der Tochterzellen führen; vor allem die Furchungszellen sind in dieser Hinsicht belehrend. Wir konstatieren im allgemeinen bei Teilungen (siehe jedoch den Schluss im Kap. Teilung) das Bestreben der Tochterzellen, sich flächenhaft anzuordnen; die Bildung von Epithelien erscheint als ursprünglicher Vorgang, gegenüber der Bildung kompakter Gewebe. Ursache sind Wanderungen des Centrochonders vor und nach der Teilung. Der Centrochonder verlässt vor der Teilung die Hauptachse und bestimmt die Lage der Teilungsachse; nach der Teilung kehrt er zur Hauptachse zurück. Das Verlassen der Hauptachse bei der Teilung erklärt sich aus der Verdopplung des kinetischen Centrums, dessen beide Hälften je die Hälfte des Zellgerüsts in Anspruch nehmen. In einer anderen als seitlichen Lage erscheint gleichwertige Einflussnahme auf das Gerüst ausgeschlossen.

Seitenflächen fehlen.

Daraus ergiebt sich aber eine bestimmte Vorstellung von der Anordnung des Sarcgerüsts in den Genitalzellen. Wie in den Epithelzellen ist auch hier eine longitudinale Anordnung der Sarcfäden in der Richtung der Hauptachse anzunehmen. Jeder Radius einer Strahlung (Fig. 168 Salamanderlarve) repräsentiert die Hälfte eines durch den Einfluss des kinetischen Centrums aus seinem Verlauf in der Hauptaxe abgebogenen Sarcfadens. Das gleiche gilt sicher auch für die Lymphzellen (Fig. 125 Salamanderlarve). Auch hier lässt sich eine distale und basale Fläche feststellen und es lässt sich sogar behaupten, dass seitliche Flächen so gut wie ganz unterdrückt sind. Denn an den Epithelzellen unterscheiden sich die Endflächen von den Seitenflächen in Hinsicht auf das Gerüst dadurch, dass in den ersteren die Fäden enden, dass sie dagegen parallel zu den letzteren verlaufen. Die Abrundung vieler Zellen ergiebt sich durch Centrierung des Gerüsts, wobei die Seitenflächen reduciert werden oder verschwinden und nur beide Endflächen, die sich berühren, erhalten bleiben. Daraus folgt, dass es seitliche Fortsätze gar nicht geben kann, denn jeder Fortsatz entsteht durch Längenwachstum von Fäden an deren freien Enden. Die Fortsätze der Nerven-, Glia- und Bindezellen sind samt und sonders endständige. Dazu bedarf es durchaus nicht immer centrierter Anordnung des Gerüsts; sind doch z. B. in vielen Nervenzellen manche Neurofibrillen ganz auf Fortsätze beschränkt, was sich durch Verschiebung von

Fortsätze endständig.

Gerüstpartien beim Auswachsen der Fortsätze erklärt. Ein Teil des Gerüsts entzieht sich der Beeinflussung des kinetischen Centrums. Das geht am weitesten an den Muskelzellen, die meist die Hauptmasse des Gerüsts selbständig differenziert, als Muskelfaser, zeigen. Wir müssen annehmen, dass jene Zellfäden, welche in die quer zur Hauptaxe verlaufenden Fasern eingehen, Teile ursprünglich längs verlaufender Fäden sind, jedoch gesondert eine selbständige Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben.

Die Nervenzellen sind phylogenetisch als in die Tiefe gerückte Sinneszellen aufzufassen. Dem perceptorischen Fortsatz letzterer entsprechen die receptorischen Fortsätze ersterer; ihre Endigungen repräsentieren insgesamt die distale Endfläche der Nervenzelle, ebenso wie die Endigungen des oder der effektorischen Fortsätze die basale Endfläche bezeichnen. Wie verhält sich aber die distale Endfläche an unipolaren Nervenzellen? Hier ist theoretisch ein Umbiegen sämtlicher Fibrillen, die durch den effektorischen Fortsatz in den Zellkörper eintreten, innerhalb des letzteren und ein Austreten aus demselben unmittelbar neben oder im Umkreis des Axons vorauszusetzen. Beide embryonal vorhandene Endflächen des Zellkörpers fallen sekundär in eine zusammen. Die Entwicklung der unipolaren Spinalganglienzellen aus bipolaren und der gelegentlich nachweisbare wirbelartige Fibrillenverlauf im Zellkörper bestätigen die Voraussetzung. Ueber die Lage des kinetischen Centrums in Nervenzellen, besonders was seine Beziehung zu den zu- und ableitenden Fortsätzen anlangt, ist bis jetzt nichts sicheres bekannt. Theoretisch müsste man erwarten, dass es dem Axonursprung opponiert, mindestens aber seitlich liegt. Doch kennen wir den Fibrillenverlauf im Zellkörper noch zu wenig, um mit Bestimmtheit die Lage am Axonursprung ausschliessen zu können.

Endflächen fehlen.

Ebenso wie sich aus den typischen Epithelzellen (Deck-, Nährzellen), die mit 2 Endflächen und mit Seitenflächen ausgestattet sind, einerseits Zellen ohne Seitenflächen (Genital-, Lymphzellen) ableiten, so andererseits auch Zellen ohne Endflächen. Einer Oberfläche entbehren im allgemeinen die Drüsenzellen, an deren distalem Sekretbecher das Gerüst vorwiegend, durch Entwicklung des Sekrets, in seitliche Lage (Theka) gedrängt ist und gegen das distale Ende konvergiert. Bei den runden bläschenförmigen Chordazellen verlaufen sämtliche oder fast sämtliche Fäden in der peripheren Membran, die deshalb als Seitenflächenbildung aufzufassen ist; Endflächen fehlen ganz.

Lage und Verband. Ueber Lage siehe die einzelnen Zellarten und bei Organologie, allgemeine Principien. Auf Verband wird weiter unten mehrfach eingegangen werden.

Bau. Die Zelle besteht aus zwei scharf gesonderten Teilen: aus den Zellleib (Sarc) und aus dem Kern (Nucleus). Nur bei der Zellvermehrung tritt eine Vermischung der geformten Substanzen beider Teile ein; das Bild, unter dem sich die Zelle darstellt, ist demnach ein doppeltes. Auf die Teilung wird in einem besonderen Kapitel eingegangen; hier sei nur folgendes hervorgehoben. Die Vermehrung spielt sich im allgemeinen an jungen, noch nicht funktionierenden Zellen ab. Wo sie an ausgebildeten funktionierenden Zellen beobachtet wird, bedeutet sie eine Unterbrechung der Funktionen mindestens in Hinsicht auf das Gerüst, das bei der Spindelfigur Verwendung findet. Das Hyalom des Sarcs kann, wie man an Nierenzellen findet (siehe bei Salamanderlarve) ununterbrochen weiter

funktionieren. Die scharfe Unterscheidung einer Funktions- und Teilungsperiode ist daher unmöglich; doch werden die Bezeichnungen hier beibehalten, da sie wenigstens in Hinsicht auf das Nuclein, dessen Rolle bei der Teilung eine besonders auffällige ist, völlig zutreffen.

Sarc sowohl, wie Kern, bestehen aus Plasma (Protoplasma). Wir unterscheiden demnach ein Sarcoplasma und Nucleoplasma. Während das Sarcoplasma eine mannigfaltige Ausbildungsweise im Auftreten extra- und intracytärer Differenzierungen zeigt, bietet der Kern im wesentlichen immer das gleiche Bild.

A. Sarc (Zellleib).

Das Sarc besteht aus dem Gerüst (Linoma) und aus der Zwischensubstanz (Hyaloma). Das Gerüst wird von einer grösseren Anzahl von Fäden (Linen) gebildet, deren Anordnung eine gesetzmässige ist und vielfach vom kinetischen Centrum (Kinocentrum) beherrscht erscheint. In der Zwischensubstanz liegen, dem mikroskopischen Nachweise oft unzugänglich, kleine Körnchen (Chondren), die unter bestimmten Verhältnissen an Grösse zunehmen und dann unter dem Mikroskop durch Eigenfärbung (Chromochondren) oder bei Färbung intra vitam und post mortem zu unterscheiden sind. Zwischen den Körnchen verteilt sich bald spärlich, bald reichlicher, eine Flüssigkeit (Sarcolymphe), in welcher Nährstoffe und Dissimilationsprodukte enthalten sind (siehe jedoch p. 108). Viele Zellen entwickeln Differenzierungen, die entweder allein vom Hyaloma oder unter mehr oder weniger reger Beteiligung desselben, vom Linom gebildet werden und entweder extra- oder intracytär gelegen sind.

Bau.

Linom. Die Fäden sind scharf begrenzt, drehrund und von gleichbleibender Stärke, doch in bestimmten, wahrscheinlich regelmässigen, Abständen leicht geschwellt. Die Schwellungen markieren sich als Körner (Desmochondren, Linochondren), die in Verbindung mit Körnern benachbarter Fäden stehen können (intracelluläre Brücken). Auch peripher gelegene Fäden treten mit gleich gelegenen der Nachbarzellen durch intercelluläre Brücken in Verbindung. Die Fäden und Brücken färben sich nicht, dagegen die Körner, am stärksten mit Eisenhämatoxylin. Wahrscheinlich sind die Körner organische Bestandteile der Fäden, obgleich sie gelegentlich lokal vermisst werden (Fig. 132 *Ammocoetes*). Die Linen können aufgefasst werden als Reihen von Desmochondren, die durch sehr konstante, nur in beschränktem Masse formveränderliche Zwischenglieder innig mit einander verbunden sind. Während die bereits erwähnten intra- und intercellulären Brücken sich leicht lösen und die zu den einzelnen Körnern gehörigen Brückenfortsätze dann ganz verschwinden, erfolgt eine Lösung der Zwischenglieder, welche integrierende Bestandteile der Linen bilden, nur ausnahmsweise und lokal und bedingt eine Querteilung der Fäden (siehe bei Teilung). Sie sind daher als intralinare Glieder in principiellen Gegensatz zu den interlinaren Brücken zu stellen.

Das Wachstum der Linen erfolgt immer nur in linarer Richtung, zweifellos bedingt durch Zerfall eines Desmochonders in zwei, die durch ein intralinares Glied Verbindung wahren. Das Glied erscheint als Bildungsprodukt zweier Körner, dessen Beschaffenheit je

nach der physiologischen Inanspruchnahme, sowie nach dem spez. funktionellen Charakter des Fadens (siehe unten) wechselt. Die interlinaren Brücken stellen sich als zähe, elastische Fortsatzbildungen der Körner dar, die das Bestreben haben mit anderen, gleichwertigen Brücken zu verkleben (siehe gleichfalls weiter unten).

Die Desmochondren treten in drei Fällen besonders scharf hervor: an den Schlussleisten, Schnürplatten und sekundären Brücken. Wir werden bei „Teilung“ sehen, dass es sich in allen drei Fällen um gleichwertige Bildungen handelt, die nur als stark entwickelte Desmochondren gedeutet werden können. Bei der Teilung lässt sich zugleich am besten nachweisen, dass das Wachstum der Fäden an deren freien Enden erfolgt.

Funktion.

Funktion der Fäden ist Stützleistung, Reizleitung und Kontraktion. Wir betrachten zunächst die Stützleistung. Diese ergiebt sich ohne weiteres aus Beschaffenheit, Verlauf und Anordnung der Fäden, sowie durch Vermittlung der interlinaren Brücken. Die Fäden sind zweifellos in allen Zellen regelmässig angeordnet. Am instruktivsten sind Nährzellen und Deckzellen, in denen sie (Fig. 29 *Rana*) sämtlich parallel zu einander und fast völlig gestreckt, nur schwach gewunden, verlaufen; die Windungen erklären sich vielleicht durch den Einfluss der Umgebung. In anderen Zellen, z. B. in den polymorphkernigen Lymphzellen (Fig. 125 Salamanderlarve), sind sie durch den Einfluss des kinetischen Centrums centriert, und erscheinen mehr oder weniger scharf winklig gekrümmt, in den beiden Radienhälften aber völlig gestreckt oder nur leicht gebogen. Fäden solcher Art müssen innere Festigkeit, Elasticität, besitzen, wie sie auch für die Kontraktilität notwendige Voraussetzung ist. Die Stützleistung kann in zweierlei Weise eine Steigerung erfahren. Erstens durch Verbindung der Fäden untereinander (interlinare Brückenbildung), zweitens durch Veränderung der intralinaren Zwischenglieder, also der Linen selbst.

Brückenbildung ist vielfach nachweisbar. Sehr zarte Querverbindungen der Fäden lassen sich z. B. in Deck- und Nährzellen feststellen und bedingen ein regelmässig netziges Aussehen des Gerüsts, das aber, wie hier besonders betont sei (gegen Bütschli), durchaus nicht immer vorkommt; man vergleiche die zahlreichen Darstellungen und berücksichtige, dass bei Ausbildung der Fäden als Stützfibrillen Brücken ganz fehlen. Von Wichtigkeit erscheinen die Brücken für die Bildung von Vakuolenwandungen, Membranen, Limitantes und Cutikularschichten. Vakuolenwandungen entstehen bei Ansammlung von Flüssigkeit im Hyalom durch Verdichtung des Gerüsts (Fig. 29), wobei vermutlich auch zarte Lamellen einer homogenen Kittsubstanz in den Gerüstlücken partizipieren. Eine Kittsubstanz ist nachweisbar in Membranen, die durch Verklebung von Fäden, ihrer Länge nach, entstehen. Sie kommen vor bei Nutrocyten, Myen (Myolemm), Chordazellen, am Kern (Kernmembran; siehe unten). Flächenhafte Verklebungen der Fäden der Quere nach sind die Limitantes, die sich an den Endflächen vieler Zellen, vor allem an der Oberfläche, zwischen den Fadenenden entwickeln; ferner die elementaren Cutikularschichten (siehe bei Deckzelle), an denen eine netzige Brückenverbindung zwischen den Cutikularfibrillen manchmal deutlich zu sehen ist (Fig. 8), während zugleich eine die Lücken füllende Kittsubstanz in reichlicher Menge

vorkommt. Sie bedingt gewöhnlich das homogene Aussehen der Cuticulae und zeigt oft auffallende färberische Verwandtschaft zu den Bindesubstanzen, unter welche sie einzureihen ist (siehe unten). Ihr Auftreten erfolgt zweifellos unabhängig vom Gerüst. Durch Brückenbildung kommen ferner die Quernetze der quergestreiften Muskelfasern (siehe bei Muskelzelle) zu Stande, die wohl vielfach durch Kittsubstanz zu Querscheiben verdichtet sind.

In den Schlussleisten, Schnürplatten und sekundären Brücken sind es besonders grosse Desmochondren selbst, welche die Verbindung mit anderen Zellen vermitteln (siehe darüber bei Teilung).

Stützfibrillen (siehe z. B. Fig. 25) entstehen durch Veränderungen in der Konstitution der Fäden. Die formalen und färberischen Unterschiede zwischen Chondren und Zwischengliedern sind aufgehoben, die Fibrille von glatter Begrenzung und leicht färbbar mit Eisenhämatoxylin; Brückenbildung fehlt durchaus. Der oft kompliziert gewundene Verlauf, z. B. bei Gliafasern, deutet daraufhin, dass die Stützfibrillen nicht kontraktil sind (gegen Ramon y Cajal). Sie erscheinen charakterisiert durch das Auftreten eines spez. Bildungs-(Dissimilations-)produktes der Desmochondren, das sich im ganzen Linon gleichmässig ablagert und dessen Festigkeit erhöht. Wir wollen es als Desmin bezeichnen.

Die Reizleitung der Fäden ergiebt sich aus den Befunden an Nerven- und Sinneszellen, deren Neurofibrillen als modifizierte Sarcfäden aufzufassen sind. Allerdings besitzen die Neurofibrillen spezifische färberische Qualitäten, die den Linen abgehen; wollte man jedoch annehmen, dass z. B. in den Deckzellen das Hyaloma den Reiz leitet, so würde notwendig, auch eine auffällige Differenz der Zwischensubstanz derselben gegenüber der in Nerven- und Sinneszellen anzunehmen, welche als nichtleitend erwiesen ist. Nun ist zwar die Zwischensubstanz der Nerven durch Einlagerung bestimmter Körner charakterisiert; diese dürften aber nur spezifische Trophochondren vorstellen und allein für den ausserordentlich regen Stoffumsatz der Nervenzellen von Wichtigkeit sein; solche Unterschiede erscheinen aber in Hinsicht auf die Reizleitung belanglos. Dass überhaupt im Sarc nicht nervöser Zellen ein Reiz sich fortpflanzt, kann nicht bezweifelt werden. Aus alledem ergiebt sich, dass die Fähigkeit der Reizleitung als Eigenschaft der Linen zu gelten hat.

Im allgemeinen erscheint die Neurofibrille nicht kontraktionsfähig, wofür Fig. 72 (*Lumbricus*) spricht. Der Verlauf ist oft ein auffallend stark spiral gewundener; immerhin ist auch gestreckter Verlauf vielfach zu beobachten. Im übrigen ist die Neurofibrille charakterisiert durch spez. Färbbarkeit (siehe bei Nervenzelle), die jedoch bei Degeneration der Fibrille schwindet, während zugleich das Leitungsvermögen sich verliert und zuletzt die Fibrillen in Körner zerfallen, die wohl auf die eigentlichen Fadenbildner, die Desmochondren, zurückzuführen sind. Der Unterschied der Neuro- und Stützfibrille beruht jedenfalls auf der Bildung verschiedener Dissimilationsprodukte der Desmochondren. Wir wollen das Dissimilationsprodukt der Neurofibrille, das die Reizleitung begünstigt, als Neurin bezeichnen.

Das Wesen der Reizleitung dürfte in einem fortschreitenden Zerfall des Neurins bestehen, der sich von einem Chonder zum andern in bestimmter, eindeutiger Richtung fortpflanzt. Durch den direkten Zusammenhang der Fibrillenenden aneinander stossender Zellen (Ele-

mentargitter), der jedenfalls auf sekundärer Verschmelzung beruht, wird ein Fortschreiten des Zerfalls auch über die Zellgrenzen hinaus ermöglicht. Der völlige Mangel an Brücken erlaubt ferner eine strenge Einschränkung des Zerfalls auf bestimmte Elementarfibrillen, woran vermutlich auch durch enge Aneinanderfügung mehrerer solcher, wie sie sehr häufig vorliegt, nichts geändert wird. Eine völlige Verschmelzung kann im Interesse isolierter Leitung und in Rücksicht auf jene Befunde, die in den Zellen nur lose Geflechte, keine typischen Gitter (siehe Nervenzelle) nachweisen, nicht angenommen werden. Die Innervierung anderer Zellen, z. B. von Drüsen- und Muskelzellen, dürfte wiederum durch direkte Verschmelzung der Neurofibrillen mit den Fäden jener, bez. mit den Myofibrillen, erfolgen. Auch in den Fäden muss die Reizleitung unter Substanzzerfall sich vollziehen. Die betreffende Substanz wird dem Neurin verwandt sein, jedenfalls aber minder leicht zerfallen und auch nur in geringer Menge gebildet werden.

Die Kontraktilität der Linen geht aus vielen Befunden über Formveränderungen der Zellen hervor. Wir sehen an einer Lymphzelle (Fig. 125 Salamanderlarve) die Fäden bis ans Ende der Fortsätze verlaufen und ihre Länge vom Centrum bis zur Peripherie ist demnach sehr variabel. Das erklärt sich nur zum geringen Teil aus ursprünglich verschiedener Länge der Radien, denn wir wissen, dass Fortsätze überall entstehen und verschwinden können. In den kontraktilen Faserzellen der Spongien sind longitudinal verlaufende Fäden deutlich nachweisbar; die kontraktilen Wimpern sind nichts anderes als extracytäre Fortsetzungen der Linen. Erwähnt seien ferner die Formveränderungen von Pigmentzellen, deren Körner an den Fäden aufgereiht sind. Die Nukleomiten (siehe bei Kern), deren Nukleochondren auch an Fäden anhaften, sind gleichfalls formveränderlich. Selbständige Wanderung von Körnern ist nirgends mit Sicherheit festgestellt worden. Wichtige Beweise ergeben die Teilungsbefunde (siehe dort); besonders bedeutungsvoll ist aber die Ableitung der Myofibrillen von Linen, wie sie an den Myoblasten (Fig. 121 Salamanderlarve) festgestellt wurde. Das Linon wird zur Myofibrille durch Entwicklung einer spezifischen Substanz, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt und Anisotropie der Fibrille bedingt.

Bei Besprechung des Kontraktionsvorganges ist von der Myofibrille auszugehen. Die spezifische Substanz derselben, die als Myin unterschieden werden kann, ist, wie die quergestreiften Fibrillen lehren, im Erschlaffungszustand am reichsten, im Kontraktionszustand am spärlichsten, vorhanden. Wir haben sie als ein Dissimilationsprodukt der Desmochondren, gleich dem Neurin und Desmin, aufzufassen, das bei der Erschlaffung der Myofibrille gebildet wird, und, indem es sich in gesetzmässiger Weise zwischen die Teilchen derselben einschiebt und sie in der Längsrichtung der Fibrille auseinanderdrängt, die Streckung der letzteren bedingt. Umgekehrt hat der Zerfall des Myins eine Annäherung der Teilchen und demgemäss eine Verkürzung der Fibrille zur Folge. Die Zerfallsprodukte sind jedenfalls flüssiger und gasiger Natur. Man findet ganz allgemein, dass die kontrahierte Fibrille dicker ist als die gestreckte, wenngleich die Masse der ersteren geringer ist als die der zweiten (vergleiche im spez. Teil die Bilder der Muskelsäulchen von *Hydrophilus*). Wahrscheinlich wird nur das gasige Zerfallsprodukt (Kohlensäure) nach aussen abgegeben, während

das abgespaltene Wasser in der Fibrille verbleibt, hier aber sich in querer Richtung zwischen die Teilchen einlagert und derart die Fibrille schwellt.

An den glatten Myofibrillen ist der Kontraktionsvorgang minder klar zu überschauen als an den quergestreiften; aber auch hinsichtlich der letzteren bleiben noch manche Fragen offen. Zunächst fällt es auf, dass sich bei der Erschlaffung die Schwärzung der Fibrille nicht sofort über das ganze Segment ausdehnt, sondern Jq, bez. Jn, hell bleiben und erst bei zunehmender Kontraktion in anisotrope Substanz umgewandelt werden. Man kann darin nur einen besonderen Rhytmus des Kontraktionsvorganges erkennen, der an den quergestreiften Fibrillen zweiten Grades noch schärfer zur Geltung kommt, als an denen ersten Grades. Im allgemeinen gilt, was hell ist, ist kontrahiert. Die Segmentenden erfahren später eine Streckung, als die Segmentmitte; wenn letztere am stärksten kontrahiert ist, sind erstere erschlafft, und umgekehrt. Die kräftige Schwärzung von Z (Fig. 124) bei grösster Streckung des Segments ist noch auf einen Rest von C zurückzuführen; der Kontraktionsstreifen (C) selbst führt seinen Namen insofern unberechtigter Weise, als gerade das von ihm eingenommene Fibrillenstück gestreckt ist. Derart befindet sich die quergestreifte Fibrille in einem andauernden Tonus, der gerade für rhytmische Kontraktion, wie sie am Medusenschirm und am Herzen so charakteristisch zur Geltung kommt, notwendige Vorbedingung ist. Aber die Bedeutung der Querstreifung liegt nicht darin allein, sondern auch in der Ermöglichung rascher Kontraktion überhaupt. Denn die einzelnen Segmente kontrahieren und strecken sich, wie die Befunde lehren, fast gleichzeitig, während an der glatten Fibrille beiderlei Vorgänge langsamer fortschreiten und daher zwar auch einen ansehnlichen Nutzeffekt, aber nur in grösseren Zeitintervallen, bewirken.

Bemerkenswert ist ferner das Verhalten von M, welches nur bei starker Kontraktion völlig undeutlich wird. Jedenfalls liegt in M ein Chonder, dessen Färbbarkeit minder leicht schwindet als die der Zwischenglieder. Ueberhaupt dürften jedem Segmente eine geringe Anzahl von Desmochondren (siehe bei Entwicklung der Myofibrillen im spez. Teil bei Salamanderlarve) in modifizierter Form zu Grunde liegen. Die Chondren eines Segments verhalten sich vielleicht nicht sämtlich gleichartig, wofür spricht, dass Jm immer schwach anisotrop zu bleiben scheint, während Jq und Jn völlig isotrop sind.

Allgemeines.

Hyaloma. Das Hyaloma zeigt geformte Einlagerungen nicht immer. Doch sind wir gezwungen, sie ihm als organische, niemals fehlende Bestandteile, die nur dem direkten Nachweise sich entziehen, zuzuschreiben. Wir müssen ferner sämtliche Einlagerungen als vitale, die jedoch degenerieren können, bezeichnen. Folgende Gründe kommen in Betracht. Erstens sehen wir Körnchen als winzige Granulationen auftreten, die heranwachsen und ein bestimmtes chemisches Verhalten entwickeln. Besonders günstig sind in dieser Hinsicht die Drüsenzellen, deren Sekretkörner Reifungsvorgänge durchmachen. Es ist sogar in einem anderen Falle möglich die Lebensgeschichte ein und desselben Kornes längere Zeit hindurch zu verfolgen (Centrochonder). Dabei zeigt sich zweitens, dass neue Körner nur durch Vermehrung bereits vorhandener, also durch Teilung, entstehen. Günstige Verhältnisse, bedingt durch Einzahl und leichte färberische Differenzierung der Körner, erlauben uns hier einen Lebenscyklus festzustellen, den

kein zwingender Grund uns nötigt, für alle übrigen, wegen zu reicher Anhäufung und weniger charakteristischem Verhalten nicht so leicht zu studierenden Körner zu bestreiten. Um so weniger, als auch hinsichtlich des Gerüsts sich nachweisen lässt, dass neue Fäden durch Teilung (Querteilung) bereits vorhandener entstehen (siehe bei Teilung). Die umfassenden Vorkehrungen, welche bei der Zellteilung in Hinsicht auf eine gleichmässige Verteilung der Nucleochondren getroffen werden, lassen sich nur verstehen, wenn wir die betreffenden Körner als vitale Gebilde von grosser Bedeutung für die Physiologie der Zelle betrachten. Wir werden daher zu der Annahme gezwungen, dass das Hyalom ein Ansammlungsort ist für lebende Körner (Chondren), die sich zum Teil in gewissen Zuständen der Beobachtung entziehen, in anderen Zuständen aber sämtlich sichtbar hervortreten und ein bestimmtes chemisches Verhalten entwickeln. Sie vermögen sich durch Teilung fortzupflanzen und gehen nachweislich vielfach am Abschluss einer Funktionsperiode zu Grunde. Das Linom repräsentiert nur einen bestimmten Teil des Chondroms, dessen Konstituenten Verbindung unter einander wahren. Dieser dauernde Zusammenhang, der nur unter gewissen Umständen gelöst wird, erklärt sich am einfachsten durch unvollständige Teilung der Desmochondren.

Mit ziemlicher Sicherheit lässt sich für Sekretkörner nachweisen, dass sie sich innerhalb des Zeitraums zwischen erstem deutlichem Nachweise und Verquellung nicht teilen. Man muss scharf zwischen degenerativem Zerfall und Vermehrung lebenskräftiger Körner unterscheiden. Somit ist, um die Regeneration des Sekretes zu erklären, anzunehmen, dass die Adenochondren, und mit ihnen wohl die meisten anderen, ausgenommen z. B. die Centrochondren, sich in einem Zustand der ihrem individuellen Nachweise vorausgeht, vervielfältigen. Wir wollen diesen Zustand als inaktiven oder Ruhezustand (Ruhephase) von dem anderen als aktiven oder Funktionszustand (Funktionsphase) unterscheiden. Ein Sekretkorn, das sich typisch färbt, befindet sich im Funktionszustande. Damit ist jedoch sein Lebenscyklus nicht abgeschlossen, vielmehr folgt auf die Funktionsphase die Verflüssigung des Chonders (Chondrolysis), die als Degenerationsphase zu bezeichnen ist. Der Verflüssigung geht oft ein granulärer Zerfall voraus (Chondroklasis). Bei anderen Chondren ist Degeneration nicht nachweisbar oder anzunehmen; hier wird das Dissimilationsprodukt abgespalten, ohne dass die Konstitution des Chonders wesentlich alteriert würde. Der Chondrolyse entspricht dann die Chondroschisis, wobei das Abspaltungsprodukt vielleicht nicht immer in gelöster, sondern manchmal zunächst in granulärer Form auftritt. Scharf zu unterscheiden vom Funktionszustand ist die Phase einfachen Wachstums, die zur Gleichspaltung (Teilung) führt. Wachstum und Teilung sind wohl meist an den inaktiven Zustand gebunden und als Vermehrungsperiode zu bezeichnen. Die verschiedenen Phasen werden wahrscheinlich durch bestimmte Reize eingeleitet, wofür mancherlei Befunde sprechen. Es handelt sich entweder um Nervenreize oder um Reize, die vom Kern (siehe dort) oder vom kinetischen Centrum (z. B. Wimperbewegung) ausgehen.

Spezielles.

Wir finden eine grosse Anzahl verschiedener Chonderarten, die im nachstehenden genauer zu betrachten sind. Die Centrochondren (Centralkörner) kommen allen Zellen zu und sind durch ihren Einfluss auf das Gerüst, dem sie immer anhaften, charakterisiert.

Wir finden sie entweder in doppelter Zahl, als Diplochondren, einem Faden angelagert, der sich gewöhnlich extracytär als Centralwimper fortsetzt (Fig. 17); oder in reichlicher Zahl, je einen an der Basis einer Wimper (Basalkörner oder Blepharochondren, Fig. 9 *Beroë*), vielleicht auch vielfach als doppelte Basalkörner. Beide Ausbildungsweisen sind für Epithelzellen charakteristisch. Drittens kommen sie in einfacher oder doppelter Zahl als Centrum einer Gerüststrahlung (kinetisches Centrum) vor (Fig. 125 Salamanderlarve), in welch letzterem Falle sie meist von einem stark färbbaren Hofe (Centrosoma) umgeben sind. Diese Ausbildungsweise gilt für profund gelegene Zellen, doch kann die Strahlung auch fehlen. Die Chondren erscheinen in den beiden ersterwähnten Fällen als Ursache der rhythmischen Kontraktion der Geisseln und Wimpern, denen sie anhaften. Wie sich ihr Einfluss äussert, ist unbekannt; der Reiz, den sie ausüben, dürfte durch ein spezifisches Dissimilationsprodukt, das wir Centrin nennen wollen, veranlasst werden. Bei Anwesenheit eines Soma erscheint die somale Substanz als unter dem Einfluss des Centrochonders entstanden. Sie ist aber kaum als Dissimilationsprodukt aufzufassen, da innerhalb des Soma der Chonder in unveränderter Grösse nachweisbar bleibt und sich sogar teilt; da ferner die intensivste Funktionsäusserung, als welche wir doch wohl die Ausbildung der Strahlung anzusehen haben, nicht mit der stärksten Entwicklung des Soma zusammenfällt. Das Soma repräsentiert vielmehr einen Verdichtungspunkt des strahlig geordneten Gerüsts und dürfte sehr wahrscheinlich zum Teil von Desmochondren, zum Teil von Kollochondren (siehe unten) gebildet werden. Dafür spricht auch die oft so regelmässige Anordnung der Desmochondren und die als Sphäre bezeichnete Verdichtung des Hyaloms in unmittelbarer Umgebung des Soma.

Die Ausbildung der Strahlung um einen Centrochonder ergiebt sich durch Krümmung der Fäden gegen den Chonder hin. Es fragt sich wie der Reiz, welcher die Krümmung veranlasst, zum Faden gelangt. Da die Beziehung der Chondren zur Wimperbewegung eine Reizfortpflanzung im Faden erweist, so dürfte auch hier das Gerüst den Reiz vermitteln. Die Uebertragung von einem Faden auf den anderen wird den Desmochondren zufallen (Brückenbildung).

Die Desmochondren sind in freiem Zustande nicht nachweisbar; sie erscheinen sämtlich in den Linen fixiert und stehen hier in direktem Zusammenhang miteinander (Synchondrium), was durch unvollständige Teilung erklärt werden kann. Die Schwellungen der Fäden entsprechen den eigentlichen Chonderkörpern, sind aber von den Zwischengliedern (siehe bei Linom) wohl in keiner Weise scharf zu sondern. In den Stütz-, Nerven- und Muskelfibrillen dürften Varianten der linaren Desmochondren, die besser vielleicht insgesamt als Linochondren zu bezeichnen wären, vorliegen. Für jede Unterart ist ein bestimmtes Dissimilationsprodukt charakteristisch. Während das Desmin und Neurin vielleicht nur peripher in der Fibrille auftreten, wofür Beobachtungen, wenigstens an Neurofibrillen, sprechen, muss für das Myin angenommen werden, dass es sich in longitudinaler Richtung zwischen die Teilchen einkeilt, deren starke Affinitäten zu einander gewissermassen gewaltsam überwindend. Beim Zerfall des Myins erfolgt dann eine Annäherung der Teilchen, während der Neurinzerfall keine Verkürzung der Fibrille bedingt. Ein Zerfall des Desmins

braucht nicht angenommen zu werden, da die Arbeitsleistung der Stützfibrille eine passive ist.

Die Adenochondren (Sekretkörner) finden sich in Drüsen- und Nierenzellen. Ihr Lebenscyklus lässt sich, den Befunden gemäss, mit grosser Sicherheit folgendermassen darstellen. Sie kommen im inaktiven Zustande reichlich im Sarc der betreffenden Zellen vor und vermehren sich hier zweifellos. Das eigenartige, basophile Verhalten des Sarcs vieler Serocyten dürfte auf inaktive Serochondren zurückzuführen sein; oft erscheinen sie dem Gerüst als dichter Mantel (Sekretfibrillen) innig angelagert. Während der Funktionsphase vergrössern sie sich und entwickeln ein spezifisch färbbares Dissimilationsprodukt, allgemein Adenin zu nennen, mit dessen Bildung ein konstitutioneller Zerfall des Chonders, der, vermutlich auf nervösen Reiz hin, zur Chondrolyse führt, verbunden ist. Chondroklase ist, besonders bei Serochondern, häufig zu beobachten; auch erfolgt die Lösung der Körner nicht immer momentan und in toto, sondern vielfach zunächst central, so dass Sekretbläschen entstehen, an denen eine dunkel sich färbende Wandung vom hellen flüssigen oder fein granulären Inhalt zu unterscheiden ist.

Als Nutrochondren (Nährkörner) sind Körner zu bezeichnen, welche die flüssigen Nährstoffe des Darmlumens an sich binden und entweder verändert oder unverändert wieder abspalten. Durch zahlreiche Befunde ist nachgewiesen worden, dass viele Nährstoffe nicht unverändert das Darmepithel passieren, sondern in den Nährzellen gespalten oder mit anderen Stoffen synthetisch vereinigt werden. Das setzt die Anwesenheit bestimmter, vitaler Körner voraus, deren Bedeutung in einer Vorassimilation der Nährstoffe liegt, welch letztere dann erst von den übrigen Chondren assimiliert werden können. Das Dissimilationsprodukt der Nutrochondren, welches wir allgemein als Nutrin bezeichnen wollen, repräsentiert die Nährsubstanz der übrigen Chondren.

Wir sind zu der Annahme gezwungen, dass überhaupt kein Stoff, auch das Wasser nicht, ohne Intervention von Nutrochondren das Darmepithel passiert; denn es sind keine Vorrichtungen nachweisbar die das Wasser direkt in die Gefässe aus dem Darmlumen überleiten, und die Annahme einfacher osmotischer Vorgänge ist vielfach widerlegt worden. Nur die Vorstellung ist berechtigt, dass bestimmte Körner bestimmte Stoffe, aus Ursache bestimmter Affinitäten, an sich reissen und nach Sättigung der Affinität, bez. Veränderung der Stoffe, sie wieder, und zwar vermutlich in bestimmter Richtung, von sich abstossen. Ein morphologischer Nachweis der Nutrochondren ergiebt sich aus dem häufigen Befund feinkörniger Sarczonen (nutritorisches Sarc) in den Nährzellen in unmittelbarer Benachbarung des Darmlumens.

Als Nutrochondren spezifischer Art sind auch die eisenhaltigen Granulationen der Blutzellen aufzufassen, welche den Sauerstoff der atmosphärischen Luft in den Atmungsorganen binden und während des Kreislaufes an die übrigen Zellen, die desselben zu Oxydationsvorgängen, in reichem, wenn auch nicht ausschliesslichem Maasse bedürfen, abgeben.

Unter Trophochondren (Speicherkörnern) ist eine grosse Körnergruppe zusammenzufassen, von denen besondere Arten wohl in allen Zellen vorliegen. Das Wesen des Speicherkorns liegt in der

Dissimilation von Nährstoffen, die im Korn aufgestapelt bleiben und erst in bestimmten Fällen, vermutlich auf einen Reiz hin, abgespalten werden. Ob dabei das Korn zu Grunde geht (Chondroklase) oder sich selbständig erhält, kann aus den Befunden nicht mit Sicherheit gefolgert werden; wahrscheinlich kommen beiderlei Vorgänge vor. Das Dissimilationsprodukt der Trophochondren, allgemein als Trophin zu bezeichnen, kann Fett und fettartige Substanzen (z. B. Myelin), ferner Glycogen, Pigmente, Eisenverbindungen und viele andere repräsentieren. Als besonders charakteristische Trophochonderarten seien erwähnt: die Fettkörner (Lipochondren), die Muskelkörner (Myochondren), Nervenkörner (Neurochondren), Dotterkörner (Lecithochondren), Pigmentkörner (Chromochondren), die acidophilen Körner der Mastzellen (siehe bei Bindezelle), die als Mitochondrien beschriebenen Körner in den Samenzellen (Spermochondren). Fraglich bleibt die Bedeutung der basophilen Körner in den mucoiden Zellen der Mollusken (siehe im spez. Teil bei *Helix*) und noch vieler andern Körnerarten.

Hinsichtlich des Lebenscyclus sind nur einzelne Punkte herauszugreifen. Die inaktiven oder jungen aktiven Körner verhalten sich vielfach färberisch abweichend von den älteren aktiven, wie bei Dotter-, Nerven-, Pigment- und Muskelkörnern mit ziemlicher Sicherheit aus den Befunden hervorgeht. Das Pigment z. B. tritt oft in Körnern auf, die primär farblos oder nur intra vitam färbbar sind. Die jüngsten Stadien der Dotterkörner sind basophil, die älteren dagegen acidophil; umgekehrt erscheinen die jungen Neurochondren acidophil, die älteren basophil (siehe bei Nervenzelle). Bei der Chondroschise ist Bläschenform z. B. bei den Spermo-, Myo- und Lecithochondren zu beobachten. Als Abspaltungsprodukt der Neurochondren ist vielleicht die Perifibrillärsubstanz, die durch spez. färberische Beschaffenheit sich von der gewöhnlichen Zelllymphe unterscheidet, aufzufassen.

Als Kollochondren (Binde-, Klebe- oder Kittkörner) sind Chondren zu bezeichnen, welche die verschiednen Bindesubstanzen und Kittmassen ausserhalb und in den Zellen liefern. Ihr sicherer Nachweis steht in den meisten Fällen noch aus; wir sind jedoch theoretisch gezwungen, die Bildung der erwähnten Substanzen als an vitale Körner gebunden anzunehmen, da vielfach, z. B. im Knorpel und Knochen, die Bindesubstanz nach ihrem Auftreten noch auffällige chemische und auch strukturelle Veränderungen erfährt, die als Reifungsvorgänge zu denken sind und unabhängig vom Zellleib sich vollziehen. Kollochondren dürften allen Zellen zukommen. Von ihnen sind abzuleiten die zarten Lamellen, welche bei Bildung von Vakuolenwandungen und Membranen die Lücken zwischen den Fäden des Gerüsts und deren Brücken ausfüllen; die Kittmassen in den Cuticulae, die Dotterhäute der Eier, und all die mannigfaltigen Bindesubstanzen, die anscheinend flüssig oder feinkörnig auftreten und zumeist zu dichten, oft fibrillär struierten, manchmal kalkigen, oder kieseligen Massen erstarren. Weiter auf dies Thema einzugehen, würde zu weit führen.

Die Exkretkörner haben wahrscheinlich eine grosse Verbreitung. Sie kommen in Nährzellen, manchen enterodermalen Drüsenzellen und vielen Bindezellen vor. Ihre Bedeutung liegt in der Aufnahme von Dissimilationsprodukten anderer Chondren, welche der Lymphe entzogen werden müssen, weil sie bei reicher Anhäufung als Gifte wirken würden. Die gleiche Funktion kommt den Nierenkörnern zu;

diese sind aber als Sekretkörner zu bezeichnen, weil sie in regelmässiger Weise in das Lumen der Nierenkanäle ausgestossen werden, während die Exkretkörner, gleich den Trophochondren, in den Zellen verharren und, wie es scheint, nur mit den Zellen selbst zu Grunde gehen. Ausnahmen machen in vielen Fällen die Exkretkörner der Nähr- und Drüsenzellen (siehe z. B. bei *Astacus* und *Helix* im spez. Teil), die deshalb vielleicht besser als exkretorische Sekretkörner zu bezeichnen wären. Die innige Beziehung des Darmepithels zur exkretorischen Sekretion tritt besonders bei den Insekten hervor, deren Nierenkanäle (MALPIGHI'sche Gefässe) Ausstülpungen des Enddarms sind.

Zum Schluss sind noch Körner zu erwähnen, welche bei Degenerationserscheinungen gewisser Zellen auftreten und deren physiologische Bedeutung unbekannt bleibt. Hier sind vor allem die basophilen Keratohyalinkörner der verhornenden Zellen zu erwähnen, die unter Chondrolyse sich in das flüssige oder krümlige Eleidin, eine fettartige Substanz, verwandeln. Das Keratin selbst (siehe bei Deckzelle) kann als eine Art intracytäre Bindesubstanz aufgefasst werden, welche das Gerüst peripher oder in toto verfestigt. Mit Degeneration der ganzen Zelle ist auch das Auftreten der Talgkörner in den Talgdrüsen verbunden.

Zwischen den Chondren verschiedener Art findet sich im Sarc die flüssige Zelllymphe, die von den Dissimilationsprodukten der verschiednen Chondren gebildet wird. Auf ihre chemische Zusammensetzung kann hier natürlich nicht eingegangen werden; es soll nur die Frage aufgeworfen werden, ob überhaupt freie Dissimilationsprodukte in den Zellen vorkommen, oder ob sie nicht sämtlich an Chondren gebunden sind, von denen sie auf spez. Reiz hin erst abgespalten werden müssen, um von anderen Chondren assimiliert werden zu können. Eine eigentliche, das Sarc durchströmende Lymphe wäre bei dieser Voraussetzung überhaupt nicht anzunehmen und, was als solche erscheint, ein Gemisch von Wasser und spezifischen Chondren, die mikroskopisch nur selten direkt nachweisbar sind. Es muss überhaupt unwahrscheinlich genannt werden, dass die vitalen Chondren in flüssigen Nährstoffen gewissermassen umherschwimmen, da wir doch sehen, dass überschüssige Nährstoffe in bestimmten Körnern in grosser Quantität aufgespeichert werden können. Wahrscheinlicher ist die Uebertragung der Nährstoffe direkt von einem Chonder auf die anderen durch fortschreitende Abspaltung und Angliederung; es existiert vielleicht ein besonderer Typus von Chondren, die insgesamt als vitales Substrat der Lymphe zu deuten und als Lymphkörner zu bezeichnen sind.

Dasselbe dürfte auch für die Lymphe der Cirkulationsräume gelten. Die Färbung des Blutes ist bei den Wirbellosen an die Blutflüssigkeit gebunden; daraus lässt sich folgern, dass hier in der Flüssigkeit eisenhaltige Chondren vorkommen, welche die Atmung vermitteln. Auch die modernen Befunde auf dem Gebiete der Immunitätslehre (Antitoxinbildung) sprechen für das Vorkommen freier Chondren im Blute (Seitenkettentheorie von EHRLICH). Weiteres unter Allgemeines.

B. Nucleus (Kern).

Auf den Kern wurde bei Besprechung der verschiedenen Zellarten nicht eingegangen, da von wesentlichen Differenzen, der Zellart nach, nicht zu reden ist. Wir wissen über die Beziehungen des Kerns zum Sarc noch wenig; nur eine allerdings bedeutungsvolle Rolle des Kerns ist uns ziemlich bekannt und diese betrifft die Teilung (siehe weiter unten). Das allgemeine Charakteristicum des Kerns lautet folgendermassen.

Gewöhnlich central gelegener, regelmässig ellipsoid geformter, durch eine Membran gesonderter Teil des Zellplasmas, der allein aus Gerüst, Nucleochondren und Lymphe (Kernlymphe) besteht und seiner funktionellen Bedeutung nach einerseits einen Isolationsraum der für die gesamte Zellphysiologie bedeutungsvollen Nucleinkörner, andererseits einen für die Zellteilung wichtigen Vermehrungsherd des Sarcgerüsts repräsentiert.

Form. Die Form des Kernes ist fast stets eine glatt begrenzte und regelmässig kuglige, meist ellipsoide; manchmal finden sich tiefe Einkerbungen (polymorphe Kerne, vor allem in Lymphzellen), die allseitig oder einseitig entwickelt sind und zum Zerfall des Kerns in mehrere Bruchstücke führen können. Ringformen (sog. Lochkerne) leiten sich von eingebuchteten Kernen ab (Fig. 5 *Amphioxus*). Während diese Polymorphie, sowie die sich daraus ergebende Kernvermehrung, nicht ohne weiteres auf erhöhte Beeinflussung des Sarcs durch den Kern schliessen lässt, gilt das für minder regelmässige Konturierung, z. B. für pseudopodienartige Fortsatzbildung, wie sie in Ei- und Nervenzellen vielfach beobachtet wurde und die mit dem Austritt geformter Substanz aus dem Kern Hand in Hand geht. Bei der Teilung löst sich die Kernmembran auf und das Mitom (siehe unten) erfährt oft eine wenigstens teilweise Mischung mit dem des Sarcs. Im allgemeinen ist aber auch bei der Teilung Kern und Sarc leicht auseinanderzuhalten; doch wird bei der Anaphase ein Teil des Kerngerüstes dem des Sarcs zugegliedert (siehe bei Teilung).

Beim Kern lässt sich scharf zwischen einer Funktionsperiode und einer Teilungsperiode unterscheiden, da seine Bestandteile je nach der Periode ein wesentlich verschiedenes Aussehen zeigen. Die Bezeichnung aktiver und inaktiver Kern bezieht sich auf das verschiedene funktionelle Verhalten der Nucleochondren in beiden Perioden.

Lage. Gewöhnlich liegt der Kern central oder, wo Endflächen der Zelle festzustellen sind, mehr oder weniger stark gegen die Basalfläche, selten gegen die Oberfläche, verschoben. Bei intracytärer Sarcdifferenzierung liegt er in dem oft unansehnlichen Rest indifferenzierten Sarcs, welcher derart zum Zellkörper gestempelt wird. Fähigkeit aktiver Ortsveränderung ist anzunehmen, da einerseits aktive Formveränderung direkt nachgewiesen wurde, andererseits der Kern frei liegt, nicht oder nur ausnahmsweise (?) am Sarcgerüst fixiert ist. Vielfach wurde gezeigt, dass die Stelle, wo der Kern liegt, die des regsten Stoffwechsels in der Zelle darstellt.

Bau. Im Kern kommen nur zwei Hauptbestandteile vor: Gerüst (Linom) und eine bestimmte Körnerart (Nucleochondren, Nucleinkörner); daneben ein hyaliner Kernsaft (Kernlymphe), in dem andersartige Körner nicht mit Sicherheit nachweisbar sind.

Die sog. Nucleolen sind von den Nucleinkörnern abzuleiten (siehe unten) und das Gleiche dürfte für die sonst vorkommenden Granulationen gelten. In sehr seltenen Fällen liegen Centrochondren im Kern (*Ascaris megalocephala Var. univalens,* siehe im spez. Teil); sie fehlen dann aber dem Sarc und wandern bei der Teilung in dieses aus, erscheinen demnach nur aus Ursachen, die uns unbekannt sind, in den Kern verlagert.

Die Nucleinkörner in ihrer Gesamtheit sind als Nucleom zu bezeichnen. In ihrer Lagerung zeigen sie sich immer an das Gerüst gebunden und es empfiehlt sich, besonders in Hinsicht auf die Teilung, sie in einem Ausdruck mit diesem zusammenfassen (Mitom).

Linom. Der fädige Anteil des Mitoms ist am besten bei der Teilung zu studieren, da dann nicht das gesamte Gerüst Träger der Nucleinkörner ist, sondern gewisse Teile, die Centralfäden, sowie die aus der Membran hervorgehenden Zugfäden, frei davon bleiben. Die Fäden zeigen sich hier von genau der gleichen Beschaffenheit wie die Sarcfäden, wie am besten die Vermehrung des Sarcgerüsts durch Centralfäden erweist (siehe bei Teilung). Soweit die Fäden im Mitom des aktiven Kernes zu unterscheiden sind, zeigen sie ebenfalls den bekannten Bau (siehe Sarc). Sie tragen Desmochondren, bilden Brücken und sind kontraktil. Kontraktionsvermögen lässt sich auch an den Miten (siehe unten) nachweisen, und die beobachtete Formveränderlichkeit der Nucleolen erklärt sich ohne Zweifel auch durch Anwesenheit von Fäden innerhalb derselben.

Die Kernfäden stehen in keinem Zusammenhang mit den Sarcfäden. Bei der indirekten Teilung ergiebt sich ein solcher, wird aber immer nach der Teilung gelöst. Nie sieht man Sarcfäden in den Kern eintreten oder an der Bildung der Membran partizipieren. Wo der Kern am Sarcgerüst fixiert erscheint, dürfte es durch Vermittlung von Desmochondren zu erklären sein. Diese Annahme kommt bei Differenzierung des Sarcgerüsts zu Stützfasern in Betracht (Deckzellen von *Astacus*, Fig. 8); in den meisten Fällen dürften wohl einzelne isolierte Sarcfäden den Kern umspannen und festhalten.

Der Kern besitzt eine scharf sich abhebende Membran (Nucleolemm), die, wie aus den Teilungsbefunden hervorgeht, aus regelmässig orientierten verklebten Fäden besteht. Die Fäden verlaufen sämtlich nebeneinander, wie die Dauben in einer Fasswand, und treffen mit ihren Enden an zwei opponiert gelegenen Punkten zusammen, die als Kernpole zu bezeichnen sind. Der eine Pol wird bei der Teilung übernommen (primärer Pol), der andere neu gebildet (sekundärer Pol). Beide Pole liegen an den längeren Seitenflächen des Kernes, fallen also nicht mit den Polen des Ellipsoids zusammen. Uebrigens liegen die Pole nicht immer opponiert, sondern manchmal nur mässig weit von einander getrennt (siehe Salamanderhoden, spez. Teil). Die Fäden haben dann nicht allseitig die gleiche Länge. Ihre Verbindung in der Membran ist eine innige und vielleicht durch eine Art Bindesubstanz, nicht bloss durch Brücken, bedingt. Poren in der Membran sind nicht sicher festgestellt, aber wahrscheinlich vorhanden, wie es in Hinsicht auf den regen Stoffwechsel zwischen Sarc und Kern angenommen werden muss. Ob auch frei den Kernraum durchsetzende Fäden mit ihren Enden in der Membran und zwar an den Polen fixiert sind,

ist nicht direkt festzustellen, aber in Rücksicht auf die Teilungsbefunde (siehe dort) anzunehmen (Centralfäden).

Nucleom. Die Nucleinkörner (Nucleochondren) liegen immer den Fäden, beziehentlich der Membran, innig an. Sie färben sich mit basischen Farbstoffen; ihre Form ist eine runde, die Grösse gering; sie neigen zu dichter, haufenweiser Anordnung. Teilungen wurden an ihnen nicht mit Sicherheit beobachtet, sind aber in Rücksicht auf ihre bedeutsame Rolle bei der Zellteilung anzunehmen. Der erste Anstoss zur Zell-, bez. Kernteilung, scheint von ihnen auszugehen, indem sie eine bestimmte Anzahl von Fäden dicht besiedeln, dagegen die Membran und übrigen Fäden ganz frei lassen. Die Fäden, welche bei der Teilung das Nucleom tragen, sind als Elementarmiten zu bezeichnen. Sie erscheinen nicht in den Polen fixiert, wohl aber regelmässig um den primären Pol, wenigstens in typischen Fällen (siehe im spez. Teil bei Salamanderlarve) gruppiert. Diese regelmässige Anordnung ist an den zarten Elementarmiten viel schwieriger festzustellen, als an Verklebungsprodukten derselben, den eigentlichen Miten (Schleifen), die bei jeder Teilung und in allen Zellen einer Tierart in gleicher Zahl auftreten. Jede Mite entsteht durch Verklebung von vier Elementarmiten (siehe im spez. Teil bei *Ascaris* und *Salamandra*). Bei ihrer Bildung kommt es durch Gerüstkontraktion zu einer so innigen Aneinanderlagerung der an den Elementarmiten befindlichen Nucleochondren, dass die fertige Mite meist ein vollkommen glatt begrenztes Gebilde darstellt. Die Form derselben ist sehr verschieden; bald sind die Miten lang und typisch schleifenförmig gekrümmt (siehe im spez. Teil bei *Ascaris*), bald kurz, gedrungen, stabförmig oder abgerundet. Im ersteren Falle lässt sich gelegentlich (z. B. beim Salamander) feststellen, dass die Schleifenwinkel am primären Pole, in Umgebung eines freien Feldes (sog. Polfeld) gelegen und die Schleifenenden gegen den sekundären Pol gewendet sind. Von minder typisch gestalteten Miten ist eine bestimmte Orientierung nicht bekannt. Bei der Teilung vollzieht sich eine Längsspaltung jeder Mite in zwei Tochtermiten, die in Hinsicht auf die Entstehung der Mite aus vier Elementarmiten nur als Lockerung des Verbandes zwischen je zwei der letzteren aufzufassen ist.

In der Funktionsperiode verteilen sich die Nucleochondren, wie es scheint, auch auf die bei der Teilung freien, sog. Centralfäden und legen sich der Membran, wohl auch den Brücken, die im allgemeinen im Kern eine grosse Rolle, besonders bei der Mitenbildung, zu spielen scheinen, an. Dadurch entsteht eine verschwommene Mitomstruktur, wie sie für die Kerne charakteristisch ist; nur in wenigen Fällen kommen regelmässigere Anordnungen vor. So zeigen die Kerne bei *Chironomus* ziemlich allgemein eine knäuelartige Ausbildung des Mitoms, wie sie sonst bei Vorbereitung der Teilungsfigur beobachtet wird (Fig. 179). Die Kerne der Sehzellen der Säuger erscheinen aus Ursache eigenartiger Verteilung des Nucleoms quer gestreift (Fig. 180). Eine allgemein verbreitete Einlagerung des Mitoms stellen die Nucleolen dar. Die Nucleolen sind abgerundete, oft kuglige Gebilde von manchmal beträchtlicher Grösse, die entweder in der Einzahl, oder in mehrfacher Zahl vorkommen. Im allgemeinen lässt sich folgendes über ihre feinere Struktur und färberisches Verhalten aussagen.

Alle Nucleolen entstehen als lokale Ansammlungen des Nucleoms,

in die, wie selbstverständlich, auch Gerüstteile eingehen, welche für die gelegentlich konstatierbare Formveränderlichkeit verantwortlich zu machen sind. Sie sind scharf begrenzt und heben sich derart vom übrigen Mitom deutlich ab. Entweder erweisen sie sich färberisch

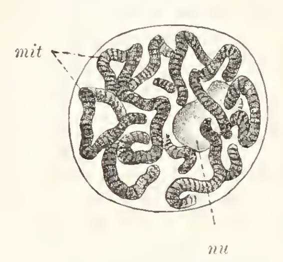


Fig. 179. *Chironomus plumosus*, Kern aus der Speicheldrüse, nach FLEMMING. *mit* Mitom, *nu* Nucleolus.

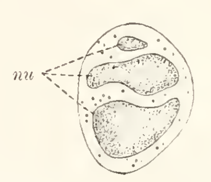


Fig. 180. *Cavia copaya*, lebender Kern einer Sehzelle der Retina, nach FLEMMING. *nu* Nucleom.

ihrer ganzen Masse nach als echtes Nucleom, oder sie enthalten abweichend färbbare Substanz, bestehen häufig auch völlig aus solcher. Fig. 17 zeigt (siehe die Centralwimperzelle) innerhalb einer dünnen Nucleomrinde eine fein granuläre Substanz, die sich mit Eosin tingiert, also acidophiler Natur ist. Die Nucleolen in Fig. 168 entbehren einer basophilen Rinde ganz; Fig. 181 A zeigt letztere dagegen stark ausgebildet und den acidophilen Inhalt nach aussen austretend. In Fig. 181B

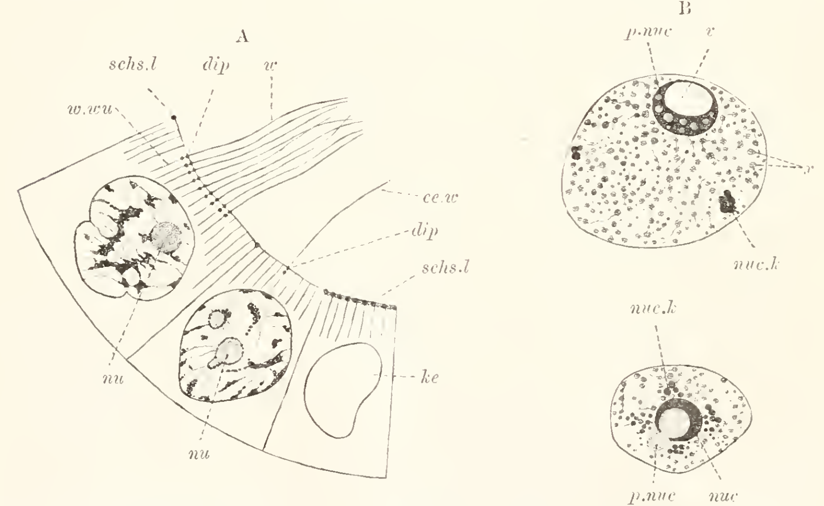


Fig. 181. Nucleolen. A von *Salamandra maculosa*, Gallengangzellen; B von *Cerebratulus marginatus*, Ovogonienkerne. *ke* Kern, *nu* Nucleolen, zum Teil mit Nucleinrinde, *w* Wimpern, *ce.w* Centralwimper, *dip* Diplochonder, *w.wu* Wimperwurzeln, *schs.l* Schlussleiste, *nuc* Nucleom, *nuc.k* Nucleochondren, *x* von den Nucleochondren ableitbare Granulationen, *p.nuc* Paranucleom, *v* Vakuole.

sind kleine acidophile Einlagerungen in der Nucleomrinde und zugleich eine grosse helle Vakuole, die nur Flüssigkeit zu enthalten scheint, vorhanden. Derartige Bilder sind bei wachsenden Eizellen häufig und kommen auch in Nervenzellen vor. Aus allen vorliegenden

Befunden geht hervor, dass die acidophile Substanz vom Nucleom abstammt und den aktiven oder Funktionszustand der Nucleochondren repräsentiert. Wir wollen sie zur leichteren Unterscheidung Paranucleom, in Anschluss an die verbreitete Bezeichnung: Paranuclein, nennen. Das während der Funktionsphase gebildete Dissimilationsprodukt, welches die Acidophilie der Chondren bedingt, ist als Nuclein zu bezeichnen. Mit der Bildung des Nucleins scheint Chondroklase, die zur Chondrolyse führt, verbunden zu sein. Hierfür spricht die vielfach, z. B. in Eizellen, auffällige quantitative Verminderung des inaktiven basophilen Nucleoms, während gerade das Paranucleom und neben diesem Zerfallsstufen desselben (siehe sogleich weiteres) in reicher Anhäufung vorliegen.

So zeigen sich z. B. die Kerne wachsender Eizellen ganz erfüllt von hellen Granulationen, die sich mit Hämatoxylin und Eosin nicht färben. Bei *Anodonta* erscheinen sie durch einen Nebennucleolus vertreten (Fig. 161). Da bereits in jungen Ovogonien grosse Nucleolen, neben diesen aber auch ein reich entwickeltes Mitom, vorkommen, letzteres aber nach und nach fast ganz schwindet (siehe z. B. im spez. Teil bei *Tubularia*), so muss auch an Umbildung der freien, nicht in den Nucleolen befindlichen, Nucleochondren gedacht werden. Dafür spricht ferner, dass z. B. bei *Triton* in den Ovogonienkernen eine Menge kleiner unregelmässig begrenzter Nucleolen vorhanden sind, von denen die auftretende lichte Granulation der Kerne abzuleiten ist. Somit erscheinen die Nucleolen nicht als spezifische Kernorgane, sondern nur als Centren der funktionellen Bethätigung der Nucleochondren, neben denen auch die freien Körner in die Funktionsphase eintreten und Nuclein dissimilieren können. Gewöhnlich kommt nur ein Nucleolus, oft aber zwei oder auch mehrere, manchmal viele, vor. Bei Beginn der Zellteilung verschwinden sie gewöhnlich gänzlich und die Nucleinbildung erfährt eine vollständige Unterbrechung.

Granulationen von schwacher Färbbarkeit kommen auch in anderen Zellen neben Nucleolen, z. B. in manchen Drüsenzellen, in grosser Menge vor (siehe bei Hautdrüsen des Salamanders im spez. Teil) und sind mit verschiedenen Namen (Lanthanin, Oedematin) belegt worden. Wahrscheinlich handelt es sich immer um Zerfallsstufen des Paranucleoms, die vielleicht in den verschiedenen Zellen nicht alle identisch sind. Die Chondrolyse ergiebt sich aus dem Vorkommen von flüssigkeitshaltigen Vakuolen in den Nucleolen (Fig. 181), deren Entleerung nach aussen direkt beobachtet wurde. Der Vakuoleninhalt kann nur als verflüssigtes Paranucleom gedeutet werden. Uebrigens muss der Zerfall des letzteren ein überaus langsamer und komplizierter sein, wie eben aus dem Auftreten verschieden färbbarer Granulationen und vor allem auch aus der grossen Resistenz der Nucleolen gegen Reagentienwirkung hervorgeht.

Als funktionelle Bedeutung des Nucleins ist eine Beeinflussung des Sarcs, vermutlich in dem Sinne, dass Teile des Chondroms zum Eintritt in die Funktionsphase angeregt werden, anzunehmen. Das Nuclein stellt demnach eine Art Reizstoff dar. Mit dieser Anschauung steht in Einklang, dass in Zellen mit regem Stoffwechsel Nucleolen aus dem Kern ins Sarc ausgestossen werden und hier allmählich schwinden. Besonders an Eizellen und Nervenzellen wurden entsprechende Beobachtungen

gemacht. Von einer Umbildung der Nucleolen in Chondren des Sarcs (Dotter-, Nerven-, Centralkörner), wie sie vielfach angegeben wird, kann, genaueren Untersuchungen zufolge, nicht die Rede sein. Ob auch inaktive Nucleochondren ins Sarc ausgestossen werden und erst hier in die Aktionsphase eintreten, bleibt zur Zeit fraglich, erscheint aber nicht unmöglich.

Mit dem Nucleolenaustritt ist die erwähnte unregelmässige Begrenzung des Kerns verbunden. Ferner gehen Hand in Hand mit energischem Stoffwechsel der Zellen Grössenzunahme des ganzen Kerns und Ortsveränderungen desselben. Auch die Polymorphie des Kerns, sowie der Kernzerfall in Lymphzellen und vor allem in den jugendlichen Myen (siehe bei Muskelzelle) und in manchen Drüsenzellen, kann am besten in der gleichen Weise erklärt werden. Nach Abschluss intensiver Funktionsperioden nimmt der Kern an Volumen wieder ab, die Quantität des Paranucleoms und seiner Zerfallsstufen vermindert sich bedeutend, dagegen vermehrt sich das Nucleom, ohne Zweifel durch direkte Teilung der überbliebenen Nucleochondren. Bei Degeneration des Sarcs, z. B. in den verhornenden Deckzellen der Vertebraten, tritt auch Degeneration des Nucleoms ein, das sich verfärbt, löst und ganz schwindet. Kerndegeneration kommt ferner den Erythrocyten der Säuger zu.

Die Frage, warum das Nucleom in einem besonderen Isolationsraum (Kern) vom übrigen Zellplasma abgetrennt ist, findet ihre Beantwortung durch die Teilungsvorgänge. Wir sehen hier eine äusserst genaue Gleichteilung des Nucleoms, bez. Mitoms, durch komplizierte Gerüstanordnungen ermöglicht, welche von der ungemeinen Bedeutung des Nucleoms für die Zellphysiologie überzeugen. Bei Verstreuung der Nucleochondren im ganzen Zellleib müsste eine Gleichteilung unmöglich erscheinen.

C. Teilung.

Die Vermehrung der Zellen erfolgt durch Teilung, die gewöhnlich eine Gleichteilung ist. Ungleichteilung, verbunden mit extremer Kleinheit der einen Tochterzelle, kommt vor bei den Reifeteilungen der Eizellen. Bei der Teilung teilt sich zunächst nur der Kern und zwar in manchen Fällen viele Male, bevor das Sarc folgt und nun auch in eben so viele Stücke, als Kerne vorhanden sind, zerfällt (z. B. bei der Furchung vieler Arthropodeneier). Bei der Kernteilung tritt entweder ein komplizierter, sog. mitotischer Apparat (mitotische Figur) auf, der vom Gerüst, unter Einfluss des Centrochonders gebildet wird und die genaue Halbierung des Mitoms bewirkt; oder der Kern teilt sich ohne einen solchen. Im ersten Falle reden wir von indirekter, mitotischer, im zweiten Falle von direkter, amitotischer Teilung. Der Vorgang der mitotischen Teilung wird als Mitose (Karyokinese) bezeichnet. Die Mitose unterscheidet sich von der Amitose wahrscheinlich nicht prinzipiell, sondern nur durch grössere Komplikation. Denn die mitotische Figur, die z. B. bei Furchungsteilungen das gesamte Zellgerüst in Anspruch nimmt, wird in anderen Fällen, z. B. bei der Reifeteilung von *Ascaris*, allein vom Kern geliefert. Aber auch bei der direkten Teilung spielt das Kerngerüst eine Rolle, da ja alle Bewegungserscheinungen an die Fäden gebunden sind. Die Herausbildung der Miten bedeutet

gleichfalls keinen scharfen Gegensatz, da im Mitom des aktiven Kernes die Elementarmiten, wenigstens soweit es das Gerüst betrifft, dauernd gesondert vorliegen und vielleicht bei der Amitose auch in gleichen Hälften verteilt werden (siehe oben bei Kern und weiter unten). Hier wird nur auf die mitotische Teilung eingegangen, da die amitotische noch unzureichend untersucht ist. Eine eingehende Darstellung der Mitose siehe im spez. Teil bei Nierenzellen der Salamanderlarve, bei Samenzellen des ausgewachsenen Salamanders und bei Genitalzellen von *Ascaris*. Die hier zu gebende Darstellung bedeutet nur eine Uebersicht der dort gewonnenen Resultate an der Hand schematischer Darstellungen (Fig. 182).

Als Teilungsperiode hebt sich die Zellvermehrung mehr oder minder scharf von der Funktionsperiode der Zellen ab. Wie die Bildung des Nucleins entfällt, so tritt auch im Sarcchondrom eine Unterbrechung der Funktionszustände ein, während die Centrochondren und Linen gerade besonders intensive Thätigkeit beginnen. Die Teilungsperiode lässt sich in vier Phasen einteilen: in die Prophase, Metaphase, Anaphase und Telophase, die indessen nicht scharf von einander gesondert sind.

1. Prophase (Vorphase) (Fig. 182 A.—D.): Ausbildung der mitotischen Figur. Kern: Im Kern verteilt sich das Nucleom in regelmässiger Anordnung auf eine bestimmte Anzahl Fäden; das Mitom liefert die Elementarmiten, während Membran und andere Fäden (Centralfäden) nucleomfrei werden. Die Elementarmiten legen sich zu je vier der Länge nach dicht aneinander und verschmelzen zu den Miten, welche ausserdem mit den Enden vielfach innig aneinander gefügt erscheinen und so einen einheitlichen (?) Knäuelfaden (Spire) bilden (Stadium des Knäuels oder Spirems), der jedoch in anderen Fällen vermisst wird und vermutlich nur sekundär zu stande kommt und nur für die Verteilung der Miten von Bedeutung ist.

Aus der regelmässigen Anordnung schleifenförmiger Miten im Umkreis des Polfelds, gleich bei ihrer Bildung, lässt sich schliessen, dass sie von Anfang an, und ebenso die Elementarmiten, aus denen sie hervorgehen, gesonderte, dauernd selbständige Bildungen sind. Die erst relativ dünnen, vielfach gewundenen Miten (dichter Knäuel), welche mehr und mehr in periphere Lage, dicht unter die Kernmembran, rücken, verkürzen sich und erscheinen nun voluminöser, gestreckter und glatt begrenzt (lockerer Knäuel). Die Nucleolen verschwinden gewöhnlich; die Centralfäden sind vielfach gut zu unterscheiden. Es folgt freiere Anordnung der Miten. Ruptur der Kernmembran im Aequator zwischen beiden Polen, Auflösung der Membran in die Zugfäden der Spindel, Anheftung der Zugfadenenden an die Winkel der Miten, welche meist schon eine Längsspaltung (Sonderung von je zwei der vier Elementarmiten zu einer Tochtermite) erkennen lassen. Regelmässige sternartige Anordnung der Miten um den Aequator der Spindel (Mutterstern, Aster). Die Centralfäden erscheinen gleich den Zugfäden in den Polen (siehe bei Metaphase) fixiert (Centralspindel).

Sarc. Annäherung des Diplochonders an die Kernmembran, Trennung beider Centrochondren und Verlagerung derselben an beide Kernpole. Alle Fäden krümmen sich gegen die Centrochondren hin und werden zu den Polradien (Polstrahlung); gewöhnlich bildet

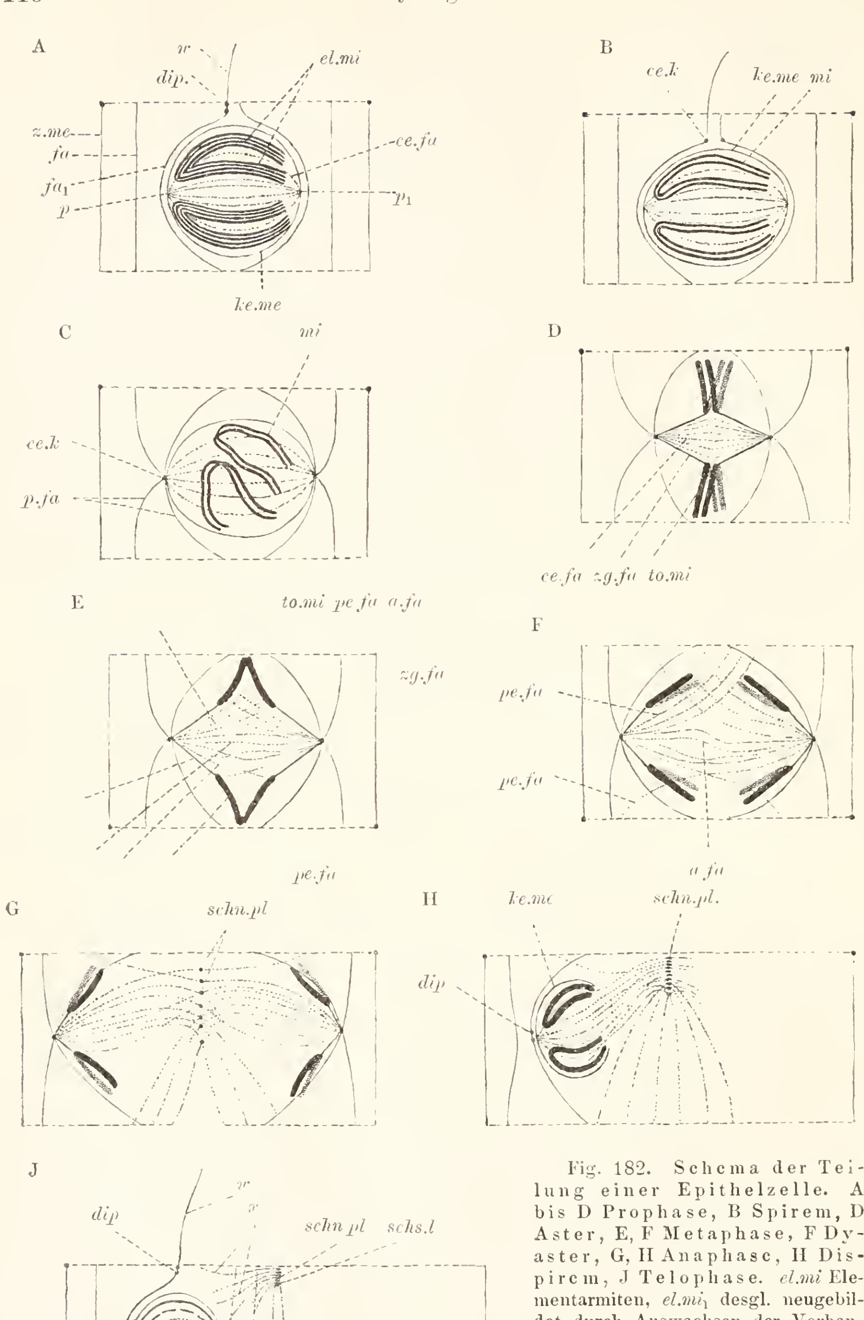


Fig. 182. Schema der Teilung einer Epithelzelle. A bis D Prophase, B Spirem, D Aster, E, F Metaphase, F Dyaster, G, H Anaphase, H Dispirem, J Telophase. *el.mi* Elementarmiten, $el.mi_1$ desgl. neugebildet durch Auswachsen der Vorhandenen über das primäre Polfeld, *mi* Mite (bereits beide Tochtermiten (*to.mi*) ausgeprägt), *z.me* Zellmembran, *ke.me* Kernmembran, *fa* Sarcfaden, fa_1 desgl., Träger des Diplochonders (*dip*), fa_2 desgl., neugebildet aus den peripheren Spindelfäden (*pe.fa*), *a.fa*, *ce.fa* axiale, centrale Spindelfäden, *schn.pl* Körner der Schnürplatte, *schs.l* entstehende Schlussleiste, *w* Centralwimper, *p* primäres, p_1 sekundäres Polfeld, *ce.k* Centralkorn, *zg.fa* Zugfäden.

sich ein Centrosoma, in dem die Fadenwinkel fixiert erscheinen; manchmal ist auch eine sphärisch begrenzte dichte Zone (Astrosphäre) in Umgebung des Centrosoma ausgebildet, die dem gleichen Zwecke dienen dürfte (z. B. bei *Ascaris*: Furchungsteilungen). Die Bedeutung der Polstrahlung liegt in der Fixation der Spindelenden (van Beneden); bei manchen Teilungen fehlt sie ganz (z. B. bei *Ascaris*: Reifeteilungen der Eizellen). Die Wanderung der Centrochondren an die Spindelpole ist als passive zu deuten; sie wird jedenfalls, ebenso wie die Zukrümmung der Fäden, bedingt durch lokale Verkürzung oder Streckung, durch Längenwachstum und Verklebung der Fäden unter Mitwirkung der Brücken.

2. Metaphase (Hauptphase) (Fig. 182 E.): Metakinese = Längsspaltung der Miten. Paarweise Sonderung der Elementarmiten jeder Mite in zwei Tochtermiten, falls dieselbe nicht schon früher eintrat, und völlige Trennung der Tochtermiten. Als Ursache der Trennung hat zu gelten das Auswachsen der Centralspindel, deren Fäden, wie es scheint, in zwei Hälften zerfallen, von denen jede nur an einem Ende in einem Pole fixiert ist und am freien Ende in die Länge wächst. Ein Teil der Centralfäden wächst dem Gegenpole der Spindel zu (axiale Fäden), ein anderer Teil gegen die Peripherie der opponierten Zellhälfte hin (periphere Fäden). Das Wachstum der Centralfäden verlängert zugleich die Spindel, deren Pole sich den Zellwandungen annähern.

3. Anaphase (Teilungsphase) (Fig. 182 F.—H.): Teilung der Zelle. Die Tochtermiten werden durch Kontraktion der Zugfäden den Polen genähert und umgeben diese sternförmig (Dyaster). Das Wachstum der Centralfäden schreitet fort, während zugleich die Zelle sich entsprechend der Spindelachse verlängert; die peripheren Fäden erreichen nun die Peripherie der Zelle. Aequatoriale Einschnürung der Zelle in der medialen Spindelregion, vermittelt durch die Centralfäden, an denen ein cismedialer, von einem der beiden Pole ausgehender, und ein transmedialer, zum opponierten Pol oder zur Peripherie verlaufender, Abschnitt zu unterscheiden ist. Sämtliche Fäden verbinden sich medial innig durch Auftreten der Schnürkörner, welche die einseitig in der Zelle gelegene, bei Epithelzellen der Oberfläche benachbarte, Schnürplatte bilden. Die Schnürkörner sind als besonders grosse Desmochondren aufzufassen. Unterdessen haben die Tochtermiten sich gestreckt und bilden an jedem Pole, ohne dass Verschmelzung der Schleifenenden anzunehmen wäre, einen lockeren Knäuel (Dispirem), während die Zugfäden die Verbindung mit den Schleifenwinkeln aufgeben und zu den neuen Kernmembranen verkleben. Letztere sind zunächst noch gegen die Centralspindel hin offen, schliessen sich aber bald unter Bildung des sekundären Kernpols, in dem wir eine sekundäre Vereinigung der Membranfäden, jener am primären Pole entsprechend, annehmen dürfen. Jeder Centrochonder teilt sich oder hat sich schon früher geteilt (Diplochonder) und die Polstrahlung schwindet durch Ablösung der Fadenwinkel vom Centrum, dessen Soma und Sphäre sich meist auflöst und gleichfalls verschwindet.

4. Telophase (Endphase) (Fig. 182 J.): Abschluss der Teilungsperiode. Die Schnürplatte degeneriert zum Teil mit den anhaftenden Resten der Centralfäden; nur die günstig gelegenen transmedialen Abschnitte der peripheren Fäden bleiben erhalten und ergänzen das Sarcgerüst der Tochterzellen (sekundäre

Sarcfäden) unter Annahme gleicher Verlaufsrichtung wie die primären Fäden. Soweit die sekundären Fäden periphere Lage einnehmen, erhalten sich die Schnürkörner, indem sie innige Verbindung mit den entsprechend gelegenen Fadenenden der anderen Tochterzelle vermitteln und nun als Schlusskörner funktionieren, also Anteil an der Bildung der Schlussleisten nehmen.

Die Tochtermiten haben sich mehr oder weniger deutlich in die Elementarmiten gesondert, welche nun im Schleifenwinkel zerfallen und hier über das Polfeld (primärer Pol) hinweg in die Länge wachsen. Ihr Verlauf wird ein unregelmässiger, da sie sich auch in das Kerninnere einsenken. Die Nucleochondren verteilen sich wieder unregelmässig und besiedeln auch die Centralfäden und die Membran; Nucleolen treten auf. So ergiebt sich das Mitom des aktiven Kerns. Aus ihm dürften sich die Miten einer neuen Teilungsperiode in folgender Weise entwickeln. Die in die Länge gewachsenen Elementarmiten teilen sich neuerdings am Polfeld und die freien Enden der benachbarten verschmelzen mit einander. Es existiert jetzt die doppelte Anzahl von Elementarmiten gegenüber denen im Dyaster, ohne dass ihre Lage zum Polfeld geändert ist. Der primäre Kernpol erscheint demnach als Regenerationsstätte für das Mitom, der sekundäre als Regenerationsstätte des Sarcgerüsts.

Abweichungen vom Teilungsschema. Von dem hier gegebenen Schema weichen manche Teilungen in erwähnenswerten Punkten ab. Am wichtigsten ist die bei den Reifeteilungen eintretende Verminderung der Elementarmitenzahl auf die Hälfte, die notwendig ist, um bei der Befruchtung eine Verdoppelung der Zahl zu verhindern. In jeder Tierart ist, wie schon erwähnt, die Zahl der bei den übrigen Teilungen auftretenden Miten immer die gleiche, konstante. Da die Befruchtung eine Verschmelzung des Ei- und Samenkerns bedeutet, so muss eine Reduktion der Mitenzahl auf die Hälfte bei der Entwicklung der Ei- und Samenzellen stattfinden. Diese ergiebt sich in folgender Weise.

Reifeteilungen. Bei der Vorbereitung der Muttereier und Muttersamen zur ersten Reifeteilung schliessen die Vorgänge am Mitom nicht mit der Bildung der Miten ab, vielmehr tritt noch eine Verschmelzung von je zwei Miten zu einer Doppelmite ein. Diese Doppelmiten sind auch durch besondere, heterotypische, gewöhnlich kurze, gedrungene Form, ausser durch ihre Zusammensetzung aus acht Elementarmiten, von den typischen Miten verschieden. Bei der ersten Reifeteilung erfolgt die Längsspaltung der Doppelmiten in einfache Miten. Jedes Tochterei und jeder Tochtersamen übernimmt nicht, wie es gewöhnlich für die Tochterzellen gilt, die normale Zahl von Tochtermiten, sondern die halbe Zahl von ungeteilten Miten; somit ist die Mitenzahl auf die Hälfte reduziert. Die zweite Reifeteilung schliesst sich unmittelbar an, bevor eine Regeneration der Elementarmiten eingetreten ist. Die Eier und jungen Spermien übernehmen somit die halbe Zahl von Tochtermiten. Jetzt erst tritt in den Vorkernen eine Regeneration der Elementarmiten ein. Jeder Vorkern liefert demnach für die erste Furchungsteilung nur die Hälfte der normalen Zahl der Miten.

Bei den Samenzellen löst sich die Verbindung der von einer Ur-

genitalzelle abstammenden Tochterzellen nicht vollständig (Spermogenne); die Centralspindeln mit ihren Schnürplatten erhalten sich, auch soweit sie nicht zur Bildung der Kerne und des Sarcgerüsts Verwendung finden, und stellen die Spindelreste und Zellkuppeln vor, die erst bei der Reifung der Spermien degenerieren. Von den Furchungsteilungen ist noch zu erwähnen, dass bei *Ascaris* eine Reduktion des Nucleoms an einzelnen Furchungszellen dadurch bewirkt wird, dass von jeder Mite ein beträchtlicher Teil sich ablöst und degeneriert. Demnach enthalten zwar alle Furchungszellen von *Ascaris* die gleiche Zahl von Miten, doch zeigen letztere verschiedene Grösse.

Vielschichtiges Epithel.

Eigenartig muss der Teilungsvorgang in den Epidermzellen der Vertebraten sein. Wir finden bei den Amnioten sog. sekundäre Brücken zwischen den vielschichtig geordneten Deckzellen und an den Brücken ein mittleres Knötchen, das Brückenkorn (Gephyrochonder). Bei den Anamnien fehlen die Knötchen oder sind nur selten nachweisbar; die sekundäre Natur der Brücken ist hier nicht immer sicher festzustellen (siehe im spez. Teil). Die sekundären Brücken setzen sich in die Sarcfäden fort; es drängt sich dadurch der Vergleich der Körner mit den Schnürkörnern und der davon ausgehenden Fäden mit Centralfäden auf. Die Tochterzellen würden den Zusammenhang gewahrt und die Schnürkörner sich über die ganze Berührungsfläche ausgebreitet haben, also die Schnürung der Centralspindel wieder rückgängig gemacht worden sein. Dies vorausgesetzt erscheint jedoch immer nur die Verbindung einer, z. B. einer intermedialen, Zelle mit zwei anstossenden Zellen möglich, während in Wirklichkeit Verbindungen mit einer grösseren Anzahl von Zellen vorliegen. Dieses abweichende Verhalten kann nur dadurch erklärt werden, dass bei einer Teilung nicht das gesamte Gerüst in Anspruch genommen wird, vielmehr ein Teil in Reserve bleibt und erst später in Verwendung tritt. Die Teilung braucht deshalb keine Ungleichteilung zu sein, wie es bei den Reifeteilungen der Eizellen der Fall ist; sondern es kann jede Tochterzelle einen Teil des Reservegerüsts übernehmen. Indessen erklärt auch diese Annahme nur die Verbindung mit wenigen Zellen, denn das Reservematerial müsste bald erschöpft sein; sie setzt ferner besondere Grösse der Basalzellen voraus, während wir gerade die Mittelzellen am grössten finden. Wir werden daher zu der zweiten Annahme gezwungen, dass das Reservegerüst bei jeder Teilung einen Zuwachs erfährt; dass erstens keine Degeneration von Centralfäden eintritt, wie sie im Schema angenommen wurde, und zweitens nicht alle Centralfäden die Verbindung mit der Tochterzelle wahren. Auf diese Weise kann sich eine grosse Zahl von Verbindungen ergeben und zugleich wird die Orientierung der Sarcfäden sich derart mannigfaltig gestalten können als es Fig. 7 (*Felis*) zeigt.

D. Allgemeines.

Die mitgeteilten Befunde nötigen uns zu der Annahme, dass die Zelle aus lebenden organisierten individuellen Gebilden besteht, die als Chondren bezeichnet wurden, weil sie in Körnerform auftreten. Auch die Linen sind als Summen unvollständig geteilter Körner aufzufassen. Es muss als äusserst unwahrscheinlich hingestellt werden, dass überhaupt Substanzen in der Zelle auftreten, die nicht an

Chondren gebunden sind, nicht Dissimilationsprodukte derselben vorstellen. Die Bewegung der Zellen, und demzufolge der ganzen Tiere, ist ebenfalls durch den Stoffwechsel der Chondren bedingt, ebenso wie die Reizleitung, die Stützleistung, die Sekretion und Exkretion und die Aufnahme der Nahrung; alle Vorgänge im Organismus gehen auf die Chondren zurück. Selbstverständlich kann bei einer solchen Auffassung vom Bau der Organismen keine Rede von einer einfach mechanischen Erklärung der Lebensvorgänge sein. Unsere Kenntnisse sind viel zu geringe, als dass wir nur entfernt den Versuch wagen könnten, irgend einen anscheinend noch so einfachen Vorgang im Organismus mechanisch zu erklären. Alle von Zeit zu Zeit unternommenen Anläufe, gewisse Aehnlichkeiten zwischen Vorgängen in Organismen und Anorganismen aus ähnlichen Kräftewirkungen erklären zu wollen, sind als verfehlt zu bezeichnen.

Damit wäre nicht ohne weiteres behauptet, dass irgend ein Vorgang im Organismus überhaupt nicht mechanisch-chemisch aufklärbar sei; er könnte sich zunächst nur der aufklärenden Untersuchung unzugänglich erweisen. Indessen giebt es zwingende Gründe, die die Annahme unabwendbar machen, dass *im Organismus Vorgänge besonderer, autonomer Art sich abspielen, die auf das Wirken unbekannter, vitaler Kräfte, die an Anorganismen sich nicht* (siehe jedoch unten) *bethätigen, hinweisen.*

Vitalismus. Driesch führt den Vitalismus bei Besprechung morphogenetischer Vorgänge der Ontogenese und Regeneration ein. Am abgefurchten Echinidenkeim, dessen Zellen aequipotentiell, d. h. in Hinsicht auf die zu bildenden Teile des Organismus gleich veranlagt sind, soll die Lokalisation mancher Bildungsvorgänge, z. B. die örtliche Entstehung der Wimperschnur, die Gliederung des Urdarms u. a., nicht durch formative Reize, die von der engeren und weiteren Umgebung der in Frage kommenden Zellen ausgehen, bedingt sein. Vielmehr wird aus der Unerweisbarkeit äusserer Ursachen geschlossen, dass die lokale Zelldifferenzierung durch autonome Aeusserungen (vitale Manifestationen) der organisatorischen Tendenz des Keims, seiner zweckmässig wirkenden potentiellen Veranlagung (von Driesch auch Substanzialität der Form, Entelechie nach Aristoteles genannt), veranlasst wird. Innere Ursachen, sog. Bedingungen des Systems, welche sich aus inaequipotentieller Veranlagung der Zellen ergeben würden, können deshalb ausgeschlossen werden, weil auch nach operativer Verkleinerung des Urdarms der übrig bleibende Rest sich ebenso gesetzmässig dreifach gliedert, wie der ganze normale Urdarm, wodurch die Aequipotentialität der Zellen erwiesen ist. Die Aeusserungen der organisatorischen Tendenz des Keims hätte man sich als Fernwirkungen, also als Wirkungen nicht physico-chemischer Natur vorzustellen.

Wenn indessen auch durch das Experiment der Beweis für die gleichartige Veranlagung der Urdarmzellen erbracht erscheint, so müssen doch für die lokale Differenzierung der Zellen, die zur gesetzmässigen Urdarmgliederung führt, formative Reize stofflicher Natur angenommen werden, auch wenn sie zur Zeit nicht direkt erweisbar sind. Sie können in Verschiedenheit der Wachstumsbedingungen, wie sie sich aus gegenseitiger Beeinflussung der Zellen an den verschiedenen Punkten der Anlage ergeben, gesucht werden (siehe auch das weitere). Damit soll nicht im geringsten das Wirken einer organisatorischen Tendenz bestritten werden. *Deren Einfluss tritt*

jedoch nicht als auslösender Reiz in Erscheinung, sondern als Bedingung des vitalen Geschehens und dürfte vielleicht bei jedem Reiz, der den Organismus trifft, effektbestimmend sein. Bei den meisten Vorgängen im Organismus tritt eine eigenartige Effektbestimmung bei weitem nicht so deutlich hervor, wie bei der Ontogenese. Die resultierende Form ist drastischer Ausdruck einer Zweckmässigkeit des Geschehens, die in keiner Weise erklärt wird, wenn wir uns die Vorgänge als rein physico-chemische vorstellen. Unbedingt ist hier zur Erklärung die Annahme einer conditio finalis, die sich jedoch nur auf äusseren Anstoss hin, nicht aus sich selbst heraus manifestieren kann, nötig. Bei der Ontogenese wirkt als Auslösung die Befruchtung des Eies durch den Samen, also die Vereinigung zweier Zellen, von denen mindestens die eine (Ei) potentiell äusserst reich veranlagt ist. Als Effekt ergiebt sich der fertige Organismus. Der Vorgang selbst, der sich in unzählige Teilvorgänge gliedert, vollzieht sich in nachweisbarer Abhängigkeit vom Endergebnis, ist also teleologisch bestimmt; es drückt sich in ihm die Gesamtveranlagung der Organismenart aus. Wir müssen uns vorstellen, dass jede Zelle eines Metazoon unter dem Einfluss dieser Gesamtveranlagung steht, der sich aber nur entsprechend der spezifischen Eigenveranlagung der Zelle äussern kann. Jede Zelle untersteht dem Trieb, den ganzen Organismus, dessen Teil sie ist, aus sich heraus zu entwickeln; aber nur wenige Zellen besitzen die dazu nötige Eigenveranlagung und auch diese Zellen (Genitalzellen) bringen die Veranlagung nur unter bestimmten Umständen zur Geltung. Die ersten Furchungszellen eines Cölenteriers haben, gleich dem Ei, die grösste Eigenveranlagung, bethätigen diese aber nur, wenn durch Wundsetzung des Keims, durch Isolierung z. B., eine bestimmte Auslösung der Gesamtveranlagung gegeben ist; im normalen Zustande, unter dem Einfluss der benachbarten Zellen, liefern sie nur Teile des Organismus. Wie hier also die Entwicklungsrichtung durch die Anwesenheit oder durch den Mangel benachbarter Zellen mitbestimmt wird, so gilt das gleiche zweifellos für alle einzelnen ontogenetischen Vorgänge. Die Wundsetzung des Urdarms veranlasst eine andersartige, gegenseitige Beeinflussung der Urdarmzellen, als es normaler Weise der Fall ist; da die Zellen die gleiche Eigenveranlagung besitzen, so ergiebt sich eine der normalen entsprechende Gliederung der Anlage.

Ontogenese.

Ueberraschende Effekte zeigt auch die Regeneration, wenn z. B. vom Epithel des Peribranchialraumes bei *Ciona* das Gehirn, von der Iris des *Triton*auges die Linse regeneriert wird. Um das Rätselhafte der ontogenetischen und regenerativen Vorgänge zu erklären, wurden die Weismann'sche Determinantentheorie, die Theorie der organbildenden Stoffe von Sachs u. a. aufgestellt, die aber sämtlich zur Lösung des vitalen Problems sich völlig unzureichend erwiesen, da sie in keiner Weise das Zweckmässige des vitalen Geschehens zu erklären vermochten. Es liegt nicht im Wesen physico-chemischer Vorgänge, dass sie aus relativ einfachen Körpern, wie es die Eier sind, so reiche und dabei harmonisch in sich abgestimmte Mannigfaltigkeiten mit spezifischer Form, als es die Metazoen sind, entwickeln. Nun kann zwar nicht bezweifelt werden, dass im Organismus auch physikalische

Regeneration u. a.

und chemische Vorgänge sich abspielen müssen, da ja die lebende Substanz aus den gleichen Elementen aufgebaut ist, wie die anorganische. Aber alle Vorgänge, die auf Veränderungen am Organismus hinzielen, müssen als vitale gedacht werden, da sie die für den Organismus charakteristische Verkettung der Teilchen (siehe unten) beeinflussen. Auf die Effektgrösse lässt sich aus dem Reiz selbst nur in wenigen Fällen mit einiger Sicherheit schliessen, da gewöhnlich nicht vorausgesetzt werden kann, wie weit sich der Reiz fortpflanzt; bei den Tieren ist vor allem die Existenz des alle Teile verknüpfenden Nervensystems zu berücksichtigen.

So ähnlich sich die Eier zweier Organismenarten sein mögen, die Befruchtung löst an denen jeder Art eine andere Ontogenese aus. Die dabei sich offenbarende Gesamtveranlagung des Keims ist, entsprechend der Ausdrucksweise der modernen Energetik, auch als vitale Konstante zu bezeichnen (Driesch). Man unterscheidet physikalische und chemische Konstanten, welche die Potentialität der Substanzen in Hinsicht auf das Maass der Energie-(Kräfte-)äusserungen an ihnen erweisen. An jeder Stoffart äussern sich die verschiedenen Kräfte (Wärme, Elektrizität etc.) in verschiedenem, aber konstantem Maasse, das für sie charakteristisch ist. Die Potentialitäten chemischer Körper sind entsprechend dem komplizierteren Aufbau dieser (Verbindungen) komplizierter Natur; die chemischen Stoffe repräsentieren Komplexe physikalischer Konstanten, zugleich aber auch eine bestimmte chemische Konstante (Affinität), die als Naturgrösse eins ist (Driesch). Die höchsten Konstantenstufen, welche die Organismen charakterisieren, sind ebenfalls elementare Naturgrössen, wenn auch der Organismus eine Fülle physikalischer und chemischer Konstanten in sich schliesst. Diese hohe Veranlagung ermöglicht Kräfteäusserungen, die an den Anorganismen nicht zur Wirkung kommen. Wieder unter den Organismen ist, je nach dem Bau, die Veranlagung eine verschieden hohe; so erscheinen die psychischen Qualitäten an die höchsten Organisationsstufen, mindestens soweit es die komplizierteren geistigen Vorgänge anlangt, gebunden.

Konstanten.

Aus dem Gesagten ergiebt sich, dass kein prinzipieller, sondern nur ein gradweiser Unterschied zwischen Anorganismen und Organismen vorliegt. Bei den Organismen drückt sich die Gesamtveranlagung am deutlichsten in der spezifischen Form, bez. in deren Bildung, also bei Ontogenese und Regeneration, aus. Auch die nicht organisierten Stoffe müssen wir uns sämtlich durch bestimmte Form charakterisiert denken, die aber nur in seltenen Fällen, z. B. bei den Krystallen, eine eigentliche, wenn stets auch einfache, Entwicklung erfährt. Die Regeneration an Krystallen, d. h. die Bildung eines ganzen Krystalls aus einem Bruchstück, wird von dem hier vertretenen Standpunkte aus ohne weiteres verständlich. Im Organismus sind aber, wie gezeigt wurde, alle Vorgänge auf Veränderungen an den Chondren zurückzuführen. Es fragt sich nun, ob die Chondren die letzten organisierten Einheiten vorstellen, oder ob noch einfachere vorhanden sind. Nach Driesch sind solche Einheiten überhaupt nicht anzunehmen. Alle Vorgänge im Organismus erscheinen nach ihm nicht an geformte Substanzen gebunden, vielmehr erfolgt die eigenartige, für den Organismus charakteristische Bindung und Spaltung der chemischen Körper zwar bestimmt lokalisiert, aber unabhängig von einer „lebenden Substanz“. Dieser

Form.

Anschauung kann hier nicht zugestimmt werden. Jeder Potentialität entspricht eine bestimmte Form des Stoffes[1]); auch die Möglichkeit des vitalen Stoffumsatzes muss an eine solche gebunden sein und es wird hier als einfachste lebende Substanz ein Chonder angesehen. Wie der vitale Stoffumsatz im einzelnen sich vollzieht, wissen wir nur in sehr beschränktem Maasse. Wir dürfen aber annehmen, dass er sich von den bekannten physico-chemischen Vorgängen wesentlich unterscheidet. Als besonders charakteristisch tritt auch hier die Zweckmässigkeit des Vorganges hervor, da sowohl die Angliederung von Substanz (Assimilation), als auch die Abgliederung (Dissimilation), im Dienste der Formerhaltung stehen. Während bei Vorgängen an chemischen Verbindungen die Form nicht gewahrt bleibt, ist das am Organismus, wahrscheinlich gerade in Folge seiner überaus komplizierten Struktur und unter dem Einfluss seiner potentiellen Veranlagung, der Fall. Die Begriffe Assimilation und Dissimilation können nur derart gefasst werden, dass unter dem ersteren Angliederung chemischer Verbindungen an ein lebendes Ganzes, unter dem letzteren Abgliederung von Verbindungen von einem solchen verstanden wird. Ein Chonder repräsentiert also einen vitalen Verband von chemischen Stoffen, unter dessen richtendem Einflusse Synthesen und Spaltungen sich vollziehen, die anderorts nicht beobachtet werden.

Stoffwechsel.

Will man für die Bezeichnung Chonder, die nur die Form der hier charakterisierten lebenden Substanzen ausdrückt, eine andere anwenden, die auch dem eigenartigen Verhalten derselben gerecht wird, so erscheint am geeignetsten die Bezeichnung „Protobion", d. h. Lebewesen ursprünglicher Art. Der Ausdruck Biomolecul ist am besten zu vermeiden, weil er leicht im Sinne der alten Atomistik metaphysisch gedacht wird. Ebenso zu verwerfen sind die Ausdrücke Bioblast, Biophor und Elementarorganismus (Altmann), da alle Organismen Lebensbildner, Lebensträger und zugleich elementar sind; auch der Ausdruck Bion ist aus diesem Grunde nicht ausreichend. Besser geeignet erscheint Plasom (Wiesner) und, in allerdings nur beschränktem Sinne (siehe unten weiteres), Funktionsträger.[2]) Ein Protobion stellt die Ausgangsstufe (primäre Stufe) aller Organismen vor. Als zweite (sekundäre) Stufe wäre die Zelle, als dritte (tertiäre) Stufe ein Metazoenindividuum aufzufassen. Die Anbahnung einer vierten (quartären) Stufe zeigen die Siphonophoren (siehe bei Architektonik). Jede höhere Stufe leitet sich durch Koloniebildung von der nächst tieferen ab. Das erste Auftreten der Protobionten hat man sich als ein in gewissem Sinne zufälliges, eben weil nicht an bereits existierende Bionten geknüpftes, jedoch durch die gerade vorliegenden Verhältnisse kausal bedingtes vorzustellen. Gegen die Annahme fortwährend sich wiederholender Urzeugung spricht vor allem das Vermögen des Wachstums und der Teilung, das bei Chondren nachgewiesen wurde.

Nomenklatur.

---

[1]) Selbstverständlich nicht im metaphysischen Sinne, dass die betreffende Stoffform real existierend gedacht wird (Materialismus), sondern im Sinne des reinen subjektiven Idealismus (Solipsismus).

[2]) Der Ausdruck stammt von Hatschek, welcher ihn bei mündlichen Diskussionen anwendete.

Ein auffälliger Unterschied des Protobionten zu den bekannten organischen Verbindungen beruht auf dem Vermögen der Substanzvermehrung (Wachstum) und der Gleichspaltung (Teilung). Wachstum und Teilung sichern den Bestand; sie erscheinen als Aequivalente einer reichen Dissimilation, welche den Bestand gefährdet, und können deshalb als Neuerwerbungen bei fortschreitender Differenzierung der ursprünglichen Protobionten angesehen werden. Von keinem Chonder lässt sich mit Sicherheit nachweisen, dass Vermehrungs- und Funktionsphase in eins zusammenfallen. In jener Epoche der Erdgeschichte, als Organismen zuerst auftraten, dürfte die Fähigkeit der Fortpflanzung gewissermassen überflüssig gewesen sein, da die zufällige Bildung durch die herrschenden Bedingungen überall gewährleistet erschien. Als die Bedingungen sich änderten, vermochten nur in bereits erwähntem Sinne höher differenzierte Organismen artlich auszudauern, während die übrigen verschwanden.

Wachstum. Teilung.

Die Chondren sind zwar als Organismen, aber nur in beschränktem Sinne als selbständige Personen aufzufassen. Sie erscheinen als Teile eines Ganzen, als Organe, unter denen Arbeitsteilung eingetreten ist (Funktionsträger). Ihre Dissimilationsprodukte dienen nicht bloss, oder überhaupt nicht, der eigenen Restitution, sondern kommen dem Ganzen zu gute. Dafür aber werden ihnen Dissimilationsprodukte anderer Chondren zugeführt, die sie mit Leichtigkeit zu assimilieren vermögen. Solche Abhängigkeit ist zweifellos kein ursprüngliches Verhalten. Wir haben vielmehr anzunehmen, dass ursprünglich alle Chondren einander gleich waren, dass die Zelle durch Koloniebildung primär frei lebender Chondren (Autochondren, im Sinne Altmann's) entstanden ist. Dafür spricht, dass die grosse Zahl der in einem Metazoon vorkommenden Chondren nicht vom Entwicklungsbeginn an unterschieden werden kann. Als Beispiel diene die in der Ontogenese nachweisbare Differenzierung der Linen. Aus einfachen Sarcolinen gehen Stütz-, Nerven- und Muskelfibrillen hervor; die Desmochondren sind demnach zu spezifischer Umbildung befähigt. Für die grosse Zahl der im fertigen Metazoon vorliegenden Adenochondren (Sekretkörner) dürften auch wenige, vielleicht nur zwei Ausgangsstufen (Muco- und Serochondren) anzunehmen sein; entsprechendes gilt vielleicht für die Kollochondren (Bindekörner) und Trophochondren. Wie allerdings die Differenzierung zu stande kommt und was sie anregt, darüber wissen wir zur Zeit gar nichts. Auch sind gewiss eine geringe Zahl von Chonderarten in allen Zellen und während aller Entwicklungszustände der Metazoen nebeneinander vorhanden, wie ja schon daraus hervorgeht, dass im Ei und Samen vier Körnerarten, nämlich Centro-, Nucleo-, Desmo- und Trophochondren, leicht nachweisbar sind.

Arbeitsteilung.

Wie aber in gewissen Grenzen eine ontogenetische Differenzierung der Chondren stattfindet, so wird das gleiche auch in Hinsicht auf die Phylogenie angenommen werden dürfen. Den Ausgangspunkt würde eine Autochonderart repräsentieren, deren Funktionsbreite alle für einen selbständigen Organismus unentbehrliche Funktionen umfasst. Diese Funktionsbreite ist natürlich viel enger umgrenzt, als die sämtlicher Chonderarten eines Protozoon oder gar eines Metazoon. Welche Cytochonderart der hypothetischen Autochonderform am nächsten stehen dürfte, lässt sich nicht sicher beantworten. Denn sowohl die Nucleochondren, als auch die Centro- und Linochondren, erscheinen gleich unentbehrlich und die Umbildung einer dieser drei

Arten in Nutro-, Adeno- und Trophochondren ist durchaus unwahrscheinlich. Die letzteren drei dürften einander näherstehen; jedenfalls sind aber vier für die Vererbung gleichwichtige Chonderarten anzunehmen. Eine Eizelle, welche einer dieser vier Chonderarten entbehrt, erscheint nicht geeignet zur Einleitung eines ontogenetischen Entwicklungsganges.

Vererbung.

Immerhin ist nur für drei Chonderformen die Erhaltung einer bestimmten Zahl bei den Zellteilungen nachweisbar. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Centrochondren, die in der Einzahl vorkommen. Zur Erhaltung ihrer Zahl bedarf es, wie es scheint, keiner regulatorischen Einrichtung. Eine solche ist dagegen für Linom und Nucleom nötig und im Kern gegeben. Wie wir gesehen haben, regeneriert sich das Sarcgerüst aus dem Kerngerüst. Ferner fanden wir, dass die Anordnung und ohne Zweifel auch die Quantität der Nucleochondren vom Kerngerüst abhängt, welches den linaren Bestandteil der Elementarmiten liefert. Wie die Zahl dieser Elementarmiten eine bestimmte ist, so jedenfalls auch die Zahl der nucleomfreien Centralfäden und infolgedessen auch die der Sarcolinen. Die Gerüstmenge erscheint in Hinsicht auf Grösse und Form der Zellen, welche meist durch sie bedingt ist, von der gleichen Bedeutung für die Vererbung, wie die Nucleommenge, welche den Stoffwechsel des Sarcchondroms regelt, oder die Zahl der Centralkörner, welche der Arbeitsleistung des Gerüsts, wenigstens in gewissem Maasse, vorsteht. Uebrigens sei hier noch auf die Befunde von Meves an Samenzellen von *Paludina* hingewiesen, aus denen hervorzugehen scheint, dass auch Trophochondren (spez. die Spermochondren) bei den Zellteilungen eine auffallende Gleichteilung erfahren, die vielleicht für die Vererbung von derselben Bedeutung ist, wie die Gleichteilung der drei anderen Körnerarten. Auch hier scheint das Gerüst die Gleichteilung zu vermitteln; genauere Untersuchungen erscheinen dringend erwünscht.

Organologie.

A. Allgemeine Prinzipien.

Deckgewebe (Epithel und Endothel).

Unter Epithelien werden die meist einschichtigen, flächenhaften Verbände bestimmter Zellarten verstanden, die sich an der Oberfläche des Körpers und im Umkreis bestimmter Hohlräume des Körperinnern (Verdauungsrohr, Nierenkanäle, Gonadenschläuche, Drüsen, Sinnesorgane und Ausführgänge) vorfinden. Als epithelbildende Zellen sind anzuführen: die Deck-, Nähr-, Drüsen-, Nessel-, Sinnes-, Nieren- und viele Propagationszellen. Nicht alle im Epithel vorhandenen Zellen sind im eigentlichen Sinne epithelbildend; es finden sich vielfach eingelagert: Nerven-, Propagations-, Lymph-, Pigment-, Hüll-, Binde- und Muskelzellen, die nicht am Verband teilnehmen, sondern sich zwischen die eigentlichen Epithelzellen einschieben. Eine besondere Stellung nehmen die Nesselzellen ein, welche in der Jugend basal gelegen sind und erst nach Erreichung einer gewissen Entwicklungsstufe zur Oberfläche emporsteigen; andererseits sind die Genitalzellen primär zum Teil echte Epithelzellen (z. B. Anthozoen) und wandern sekundär aus.

Lage der Zellen im Epithel.

In einfacher Berücksichtigung der Lage sind im einschichtigen Epithel folgende Unterscheidungen zu machen. Zellen, welche die ganze Höhe des Epithels durchsetzen, befinden sich in euepithelialer (echtepithelialer) oder einfach in epithelialer Lage; Zellen, welche die Oberfläche, aber nicht die Basalfläche berühren, liegen tektiepithelial (äussere Hörzellen im Corti'schen Organe Fig. 210). Profundoepithelial liegen viele Drüsenzellen, von denen im Epithel nur ein Teil des Ausführweges sich befindet, während der Zellkörper ins Bindegewebe versenkt ist (Fig. 457 *Anodonta*); das Gleiche gilt für die Solenocyten (siehe im spez. Teil bei *Taenia*). Wohl davon zu unterscheiden ist das Vordringen des Bindegewebes ins Epithel, was in extremer Weise bei Plathelminthen und Hirudineen der Fall ist (Fig. 185 *Taenia*); hier handelt es sich nur um eine weitgehende Auflockerung des Verbandes, die keinem Epithel gänzlich fehlt. Alle auflockernden Elemente befinden sich in basiepithelialer oder auch in medioepithelialer Lage. Medio- und basiepithelial, kurz intraepithelial, liegen Zellen, welche in mittlerer Höhe oder basal zwischen

die Seitenflächen der echten Epithelzellen eingeklemmt sind (Fig. 601 *Rana*, Fig. 366 *Lumbricus*). In subepithelialer Lage befinden sich Zellen, die unter dem Niveau des Epithels liegen, von diesem aber nicht durch eine Grenzlamelle gesondert und deshalb auch oft von Einfluss auf die Lage der Epithelzellen sind (z. B. die den Epithelien angelagerte Muskulatur und die Gonaden der Ctenophoren (Fig. 186), die Gonade von *Anemonia* (Fig. 516) u. a.

Epithelarten.

Für die verschiedenen Arten von Epithelien sind verschiedene Bezeichnungen anzuwenden. Das Epithel der Körperoberfläche heisst Epiderm[1]), das des Verdauungsrohres Enteroderm, das der Nierenkanäle Nephroderm und das der Gonadenschläuche Gonoderm. Bei den Cnidariern sind statt Epiderm und Enteroderm meist die Ausdrücke Ektoderm und Entoderm anzuwenden, da die genannten Epithelien zugleich das Mesoderm (siehe weiter unten) repräsentieren, welches erst bei phylogenetisch höherer Differenzierung sich sondert. Die ektodermalen Teile des Verdauungsrohres sind als Stomoderm und Proktoderm, insgesamt als Daeoderm, zu unterscheiden (siehe bei Darm); wo auch das Epithel des Mitteldarmes vom Ektoderm stammt (Insekten), kann von einem Mesodaeoderm geredet werden. Für das Epithel der Ausführgänge von Niere und Gonade, das ektodermalen oder mesodermalen Ursprungs sein kann, empfiehlt sich der besondere Ausdruck Duktoderm.

Endothel.

Den Epithelien sind im Interesse einer präzisen, übersichtlichen Nomenklatur die Endothelien gegenüber zu stellen. Diese finden sich als epithelartige Auskleidungen der Leibeshöhle und der Gefässe und sind als solche weit weniger konstante Bildungen als die Epithelien, da wir sowohl Leibeshöhlenräume, als auch Gefässe kennen, die der Endothelien entbehren. Nach der Lage ist zu unterscheiden zwischen einem Coelothel und einem Vasothel. Beide Endothelien bestehen fast immer nur aus einer Art von Zellen, deren Funktion nicht in allen Fällen sicher zu umgrenzen ist. Vielfach sind es Bindezellen, die Bindesubstanzen verschiedener Art liefern, sich vielleicht auch an der Bildung der Lymphe beteiligen. In anderen Fällen repräsentieren sie Muskelzellen (siehe bei Muskelzelle). Immerhin kommen auch Fälle vor, wo manche Endothelien (Coelothel) reich differenziert sind und derart strukturell mit den Epithelien übereinstimmen. So finden wir bei Echinodermen die Coelothelzellen vielfach typisch stützzellartig (siehe bei Deckzelle) ausgebildet, wenn sich Nervenzellen und -fasern reichlich zwischen ihnen anhäufen (hyponeurale Nervenstreifen, Fig. 524 *Astropecten*); auch kann an der mesodermalen Entstehung der erwähnten Nervenzellen nicht gezweifelt werden. Das Cölothel ähnelt hier noch in mancher Hinsicht dem Epithel der Septaltaschen bei den Actinien, von welchem es phylogenetisch abzuleiten ist. Ferner steht das Cölothel vielfach in inniger Beziehung zur Gonade, indem es das Keimepithel liefert oder überhaupt als Gonoderm funktioniert; ebenso kann es als Nephroderm funktionieren und erscheint bei den Crustaceen und Protracheaten als Epithel des Endbläschens den Nierenkanälen direkt angegliedert. Ein bedeutsamer Charakter vieler Endothelien beruht in der Aufspeicherung von Exkretstoffen, die nicht nach aussen abgegeben werden (Speichernieren).

---

[1]) Die Ausdrücke Epidermis, Hypodermis, Subcuticula u. a. werden in diesem Buche nicht angewendet.

Prosotrope Vermehrung.

Epithelien können vielschichtig werden, wenn aus einer ursprünglich einfachen Zellschicht Zellen gegen aussen hin vorgeschoben werden, die mit der Basal-(Bildungs- oder Keim-)schicht Verbindung wahren (Haut der Vertebraten, von *Sagitta*; Fig. 188 und 189). Vielschichtigkeit ist nur Vorstufe der Zellabstossung, zu der sie früher oder später führt. Sie erscheint daher aufs engste verwandt der Zellanhäufung in Gonaden und manchen Lymphdrüsen (Arthropoden), wo die Keimzellen in wandständiger Lage verharren und nur proliferieren, nicht selbst sich umwandeln (Gonaden der Nematoden und Arthropoden). Stärker abgeleitet sind die Fälle, in denen die Keimzellen sich ablösen und selbst umbilden (Gonaden der Würmer, Mollusken); an diese schliesst sich wieder eng das Auftreten kompakter Keimcentren, wie es die Lymphdrüsen der Vertebraten zeigen und wie es auch sonst mannigfach beobachtet wird. Isolierte Keimzellen oder Gruppen solcher proliferieren nach allen Richtungen hin oder zerfallen in Haufen von Tochterzellen, die sekundär wieder epitheliale Anordnung annehmen können (Spermien der einzelnen Spermogennen) und derart an phylogenetische Ausgangszustände anknüpfen. Denn die einschichtig-epitheliale Anordnung der Zellen ist auf jeden Fall als die primäre anzusehen, die aber oft völlig verwischt wird.

Eisotrope Vermehrung.

Von der gegen aussen gewendeten, prosotropen Zellvermehrung wohl zu unterscheiden ist die gegen innen gewendete, eisotrope Vermehrung, bei welcher die Keimschicht nach aussen scharf begrenzt bleibt, aber die basale Grenze verwischt wird. Die eisotrope Vermehrung ist sehr verbreitet und spielt bei der Ontogenese eine Hauptrolle, kommt aber auch bei der Ausgestaltung des Mesoderms ganz im allgemeinen vor, z. B. bei der Bildung kompakter Muskel- und Bindegewebsmassen aus Endothelien. Dauernd wandern mesodermale Zellen aus dem Körperepithel aus bei manchen Spongien (*Sycon* z. B., siehe im spez. Teil). Auch die Bildung der Propagationszellen der Cnidarier, Echinodermen und Vertebraten gehört hierher.

Nomenklatur.

Im Interesse einer präzisen Nomenklatur erscheint es wünschenswert, die verschiedenartigen Hohlräume des Körpers auf Grund der spezifischen Beschaffenheit ihres Epi- oder Endothels mit bestimmten Namen zu bezeichnen. Wir haben zu unterscheiden zwischen Ausdrücken, die auf gewisse Organe zu beschränken sind, und solchen, die allgemeiner zu verwenden und auf bestimmte formale Ausbildung zu beziehen sind. Zu den ersteren gehören: Rohr, Tubulus und Acinus, Schlauch, Sack, Gang, Gefäss und Lakune, Höhle und Sinus und in beschränktem Maasse auch Kanal. Zu den letzteren gehören: Kanal, Kanälchen, Kapillare, Blase, Tasche, Kapsel und viele andere.

Rohr: Hohlraum des Darms (Verdauungsrohr). Für gewisse Glieder des Verdauungsrohres sind andere Ausdrücke eingebürgert, z. B. Radialkanäle bei Hydroiden, Schlundgefässe etc. bei Ctenophoren, Malpighi'sche Gefässe bei Tracheaten. Es empfiehlt sich von Radialröhren und Schlundröhren etc., dagegen von Malpighi'schen Kanälen (siehe unten) zu reden; im spez. Teil dieses Buches werden diese Bezeichnungen, unter Berücksichtigung der älteren, angewendet. Die Tracheenröhren sind als Tracheengänge, da sie vergleichbar den Ausführgängen von Drüsen sind, zu bezeichnen.

Tubulus und Acinus: Hohlraum der Drüsen, der entweder kanalförmig (Tubulus) oder bläschenförmig (Acinus) ist.

S c h l a u c h , S a c k , S ä c k c h e n: Hohlraum der Gonaden. Schlauch wird auch in wenigen Fällen in anderer Bedeutung, z. B. bei den Cniden der Nesselzellen, angewendet.

G a n g (D u c t): Hohlraum der Ausführwege von Niere, Gonade, Cölom und Drüsen; Hohlraum der Tracheen (siehe bei Rohr).

K a n a l, K a n ä l c h e n: Hohlraum der Nieren. Die Malpighischen Gefässe der Tracheaten sind als Kanäle zu bezeichnen, da sie als Nieren funktionieren. Immerhin wird der Ausdruck Kanal so vielseitig angewendet, dass er nicht gut allein auf die Nierenhohlräume beschränkt werden kann. Man spricht vom zu- und abführenden Kanalsystem der Spongien, vom Centralkanal des Rückenmarks bei Vertebraten, vom Steinkanal etc. der Echinodermen, von Cölomkanälen bei Würmern; demnach kann unter Kanal im allgemeinen ein enger, in der Weite des Lumens nur wenig schwankender, langgestreckter Hohlraum verstanden werden, wobei jedoch bestimmte gleichgestaltete Räume (Gefässe, Gänge) scharf abzugrenzen sind. Auch der Ausdruck Kanälchen ist allgemein anzuwenden.

G e f ä s s e u n d L a k u n e n: Hohlräume des spezifischen Lymph- und Blutgefässsystems, die ein Endothel besitzen oder dessen entbehren. Die Gefässe stimmen in der Form mit den Kanälen überein, die Lakunen sind unregelmässig begrenzt und von verschiedener Weite. Gelegentlich stehen sie in direktem Zusammenhang mit gleichgeformten Leibeshöhlen- bez. Cölarräumen. Eine Ausdehnung des Wortes Gefäss auf Teile des Verdauungsrohres (siehe bei Rohr) und auf Nierenkanäle (Wassergefässe der Plathelminthen) ist leicht zu vermeiden.

H ö h l e, C ö l o m, S i n u s: Höhle ist speziell der Leibeshohlraum zu nennen. Man unterscheidet eine primäre und sekundäre Leibeshöhle je nach dem Mangel und Vorhandensein eines Endothels. Letztere heisst auch Cölom (siehe weiteres bei Hohlraumsystemen). Ein unregelmässig begrenzter Teil der Leibeshöhle wird als Sinus bezeichnet. Der Unterschied von Sinus und Lakunen fällt oft schwer.

B l a s e: Abgerundeter Hohlraum verschiedener Herkunft. Man spricht von Hirnblase, Augenblase, Hörbläschen, aber auch von Harnblase und Endblase der Nephridien, Lymphbläschen und Lungenbläschen.

K a p i l l a r e: Sehr enger, langgestreckter Hohlraum von konstanter Weite des Lumens. Der Ausdruck findet vor allem Verwendung beim Blutgefässsystem und bei Drüsen (Gallenkapillaren, intracelluläre Kapillaren).

T a s c h e: Diese Bezeichnung wird für Hohlräume sehr verschiedener Herkunft und Form angewendet (Stigmentasche, Kiementasche, Darmtasche u. a.).

Betreffs der Nomenklatur für Teile des N e r v e n s y s t e m s siehe bei spez. Organbeschreibung: Haut. Erwähnt sei noch, in welchem Sinne in diesem Buche die Bezeichnungen Lage und Schicht verwendet werden. L a g e bezeichnet eine beliebig dicke, flächenhaft entwickelte Gewebsmasse von kompakter oder geschichteter Beschaffenheit. Die Schichtung wird durch das Vorhandensein dünner lamellenartiger Glieder (S c h i c h t e n) bedingt, die als Einheiten erscheinen (z. B. basale Zellschicht im Vertebratenepiderm) und höchstens bei Anwendung stärkerer Vergrösserung sich wieder aus sehr zarten E l e m e n t a r s c h i c h t e n zusammengesetzt erweisen (z. B. in den Cuticulae, siehe bei *Astacus* im spez. Teil).

Füllgewebe (Muskulatur und Bindegewebe).

Was unter den Deckgeweben liegt, ohne Lagestörung derselben, befindet sich in profunder Lage. Das gilt für Bindegewebe und Muskulatur, die beide, wenn sie sich auch von den Deckgeweben ableiten, doch in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur embryonal mit ihnen direkt zusammenhängen. Bei niederen Formen können sich gewisse Bildungsherde des Füllgewebes in epithelialer und subepithelialer Lage dauernd erhalten, so am prostomalen Pole von *Sycon* (siehe im spez. Teil) und an den Tentakelwurzeln der Ctenophoren.

Pleromaten. Das Füllgewebe gliedert sich in gesetzmässiger Weise, was zur Aufstellung bestimmter Bezeichnungen Anlass giebt. Um einheitliche Gesichtspunkte zu gewinnen, muss die phylogenetische Entwicklung des Füllgewebes berücksichtigt werden; mit Betrachtung der Pleromaten ist zu beginnen. Bei den Spongien ist das Füllgewebe gleichartig entwickelt und besteht nur aus Bindegewebe mit meist eingelagerten kalkigen, kieseligen oder hornigen Skeletelementen. Bei den Ctenophoren tritt Muskulatur auf, zeigt aber nur geringe Neigung, sich dem Epiderm und Verdauungsrohr zuzuordnen, verteilt sich vielmehr vorwiegend diffus; bei *Ctenoplana* scheint eine Zuordnung angebahnt. Erst bei den Plathelminthen sondern sich Muskelmassen in bestimmter Weise, die bei sämtlichen Zygoneuren gewahrt bleibt. Ihre Anordnung ist für die Gliederung des Körperquerschnitts bestimmend. Die Hauptmasse gliedert sich dem Epiderm zu (Ektopleura), ein geringer Teil, der gelegentlich ganz fehlt (Nematoden), umgiebt das Verdauungsrohr (Entopleura), ein dritter beträchtlicher Teil, der auch den Nematoden fehlt, vermittelt die Verbindung der Ektopleuren der verschiedenen Körperflächen miteinander (dorsoventrale, transversale Muskulatur). Für diesen wohl unterschiedenen, phylogenetisch sehr wichtigen Teil der Muskulatur sei die Bezeichnung Mesopleura eingeführt. Während Ekto- und Entopleura gewöhnlich arm an Bindegewebe sind, befindet sich im Bereich der Mesopleura der Hauptsitz desselben, was diesen Bereich als Rest des ursprünglich undifferenzierten Füllgewebes erscheinen lässt (über die Bezeichnungen primäres und sekundäres Pleron siehe weiter unten). Bei den Anneliden und Arthropoden tritt auch hier eine starke Reduktion des Bindegewebes unter Entwicklung eines grossen Hohlraumsystems ein, das als Leibeshöhle bezeichnet wird. Jetzt erst, wenn auch nicht sofort (Nemertinen), sondern sich Ekto- und Entopleura scharf von einander; zugleich treten auch die charakteristischen Muskelzüge der Mesopleura scharf hervor. Am Querschnitt des Tieres ist nun ein Ektosoma von einem Entosoma zu unterscheiden. Das erstere besteht aus Epiderm, Ektopleura und, für den Fall, dass die Leibeshöhle als Cölom entwickelt ist (siehe bei spez. Organbeschreibung) auch aus dem Cölothel (peritoneales Endothel); das letztere aus dem Epithel des Verdauungsrohres (Enteroderm, Daeoderm), Entopleura und gleichfalls oft aus dem Cölothel.

Die Leibeshöhle wird von den Muskelzügen der Mesopleura durchsetzt. Die dorsoventrale Muskulatur bildet, im Verein mit dem Peritoneum, die quergestellten Dissepimente, welche eine segmentale Kammerung bedingen. Durch die transversale Muskulatur (Transversalsepten) wird jede segmentale Kammer zerlegt in eine Darm-(Intestinal-)kammer und in zwei La-

teral-(Podial- oder Pedal-)kammern. Bei Ausbildung der Leibeshöhle als Cölom erfährt die Intestinalkammer durch die längsverlaufenden Mesenterien, welche Peritonealbildungen (siehe bei spez. Organbeschreibung) sind, eine Gliederung in zwei Hälften rechts und links vom Darm.

Neben Ekto-, Ento- und Mesopleura spielen gewöhnlich nur eine geringe Rolle die Zuordnungen des Füllgewebes zu den Nierenkanälen, Gonadenschläuchen, zum Cölom und zu den Gefässen, sowie zu den Kanalsystemen der Drüsen, zu den Ausführgängen, Sinnesorganen, nervösen Bahnen und Centren. Alle diese Zuordnungen sind als Pleuren zu bezeichnen, spezieller als Nephropleura, Gonopleura, Cölopleura, Vasopleura, Adenopleura, Duktopleura, Aesthopleura, Neuropleura. Alle Organe setzen sich aus einem Epithel, bez. Endothel, und einer Pleura zusammen, z. B. die Haut aus dem Epiderm und der Ektopleura, der Darm aus dem Epithel des Verdauungsrohrs und der Entopleura, die Gonaden aus dem Gonadenschlauch oder kompakten Lager der Propagationszellen und der Gonopleura, das Peritoneum aus Cölothel und Cölopleura etc. Auch die Reihenfolge der Gewebe ist an jedem Organ prinzipiell die gleiche. Dem Epithel oder Endothel liegt basal eine geschlossene, bindige Grenzlamelle an und unter dieser folgt, wenn überhaupt ausgebildet, Muskulatur und Bindegewebe. In die Organe treten, mindestens bei den höheren Metazoen, Nerven und Gefässe, bei den Tracheaten auch Tracheen, ein. Durch das Bindegewebe, sowie durch die letzterwähnten Bildungen, die als Kommunikationsorgane bezeichnet werden können, wird die Verbindung mit anderen Organen bewirkt.

Das Füllgewebe der Pleromaten leitet sich ontogenetisch ab vom Ektoderm der Blastula (über teilweis sehr selbständige Anlage siehe bei Architektonik) und zeigt auch phylogenetisch enge Beziehungen zum Körperepithel (siehe gleichfalls bei Architektonik die spezielleren Mitteilungen). Aus diesem Grunde und weil es phylogenetisch als kompaktes Gewebe, als Füllung zwischen Epiderm und Enteroderm, auftritt, ist es als Plerom[1]) vom Füllgewebe der Cölenterier (siehe sogleich näheres) zu unterscheiden. Das Plerom zeigt bei den Dyskineten keinerlei scharfe Gliederung, sondern diffuse Ausbildung (primäres Plerom, Protoplerom); bei den Plerocöliern dagegen tritt fortschreitend eine spezialisierende Gliederung, eine Zuordnung zu Epithelien und Endothelien hervor, welche zunächst, bei Mangel einer Leibeshöhle, nur die an Epiderm, Enteroderm, Gonoderm und Nephroderm angrenzenden Massen betrifft, während ein mittlerer Bereich von grosser Selbständigkeit zurückbleibt (Plathelminthen, Nemertinen, Hirudineen). Dieser die Mesopleura umschliessende Bereich ist als sekundäres Plerom, das beim Auftreten der Leibeshöhle ganz schwindet, zu bezeichnen.

Cölenterier.

Für die Cölenterier ist der völlige Mangel einer selbständigen

[1]) Mit dem hier eingeführten Begriff des Pleroms, bez. primären und sekundären Pleroms, deckt sich der Hertwig'sche Begriff des Mesenchyms zum Teil, aber bei weitem nicht immer. Mesenchym bedeutet allein eine diffuse, lockere Ausbildungsweise des Füllgewebes; der Begriff Plerom berücksichtigt aber zugleich die Herkunft des letzteren und kommt deshalb für die Cölenterier überhaupt nicht in Betracht. Als Enchym wird hier eine bestimmte Ausbildung der Bindesubstanz verstanden (siehe bei Bindezelle) und der Ausdruck Mesenchym überhaupt nicht angewendet.

Mesopleura charakteristisch. Muskulatur und Bindegewebe entsteht bei den Cnidariern von den Epithelien, bei den höheren Formen von den Endothelien aus. Das Cölothel (peritoneale Endothel) ist hier eine primäre Erscheinung und leitet sich vom entodermalen Urdarm der Cnidarier ab; es ist bei den Anthozoen bereits in den Urdarmtaschen angelegt. Schon hier lässt sich ein Ektosoma von einem Entosoma unterscheiden. Die Disseppimente der höheren Formen sind rein peritoneale Bildungen, gleich den Mesenterien, und nicht phylogenetisch zum Teil auf eine dorsoventrale Muskulatur, die nirgends vorkommt, zu beziehen. Gleichfalls fehlt vollständig eine transversale Muskulatur. Die nicht selten auftretende radiale Muskulatur (z. B. bei den Enteropneusten) ist eine peritoneale Bildung, gleich der Mesenterialmuskulatur, und bereits in der radialen Septalmuskulatur der Anthozoen angelegt. Bei den Chordaten gliedern sich embryonal vom parietalen Blatte paarige episomale Falten (Ursegmentplatten) ab, in welchen die Bildung der gesamten Ektopleura lokalisiert erscheint. Sie liefern bei den Euchordaten statt der typischen Ektopleura, die nur durch eine stark entwickelte, selbständige Bindegewebslage repräsentiert wird (Cutis), den sog. Körperstamm, axial gelegene Muskel- und Bindegewebsmassen, die sich an eine besondere Bindegewebsbildung des Urdarms, an die Chorda, angliedern und sekundär unter der gesamten Cutis ausbreiten. Der Rest des parietalen Blattes wird verwendet zur Bildung des ektosomalen Peritoneums, der Niere und Gonade (siehe unten). Bei den Vertebraten sind die episomalen Falten als solide Divertikel angelegt, welche cölarer Räume dauernd entbehren (siehe weiteres bei spez. Organbeschreibung). Diesen episomalen Divertikeln kann die solide Cutisanlage der Echinodermen durchaus verglichen werden (siehe bei Architektonik).

Als Episoma der Euchordaten bezeichnet man Haut und Stamm insgesamt, als Hyposoma die übrigen Teile des Ektosoma und das Entosoma.

Der fundamentale Unterschied der Pleromaten und Coelenterier beruht nach dem Mitgeteilten in erster Linie, wenn auch nicht ausschliesslich (siehe bei Architektonik), auf der Abstammung und genetischen Differenzierung des Mesoderms. Der Begriff Mesoderm, wie er in diesem Buche verstanden wird, ist ein rein formaler und umschliesst alle mittelständig zwischen Epiderm und Verdauungsrohr gelegenen und von diesen nicht ableitbaren Bildungen, also die Propagationsherde, die Nierenkanäle, die Gefässe und Cölarräume, sowie das Füllgewebe. Bei den Pleromaten stammt das Mesoderm vom Ektoderm, bei den Coelenteriern vom Entoderm, wobei aber immer im Auge behalten werden muss, dass Teile des Mesoderms bereits gesondert an der Blastula (siehe Einleitung) auftreten können, so dass sie gleichwertig den Anlagen des Epiderms und Enteroderms, bez. Ektoderms und Entoderms, und des übrigen Mesoderms erscheinen. Im einzelnen wird hierauf bei Architektonik eingegangen werden; hervorgehoben sei das zeitige Auftreten der Propagoblasten (Keimzellen der Gonaden), z. B. bei Nematoden und Chaetognathen, der Plerosomoblasten (siehe bei Cölom, weiter unten) bei vielen Plerocöliern. Vor allem geht bei den Pleromaten die Bildung des Mesoderms oft von vielfachen Anlagen aus, die nur das eine gemeinsam haben, dass sie nicht auf einen Urdarm, wie bei den Enterocöliern, zurückgeführt werden können. Ein gesonderter

Mesoderm.

Ektoderm.

Entoderm.

Mesoblast[1]) existiert nicht, wenn auch die Plerosomoblasten sehr reich veranlagt sein können. In Hinsicht auf die Cnidarier, wo das Mesoderm im Epithel der Körperoberfläche und des Verdauungsraumes eingeschlossen ist, bedarf es auch der Ausdrücke Ekto- und Entoblast[1]) nicht. Den Larven kommt ein Ektoderm zu (Pleromaten), wenn aus der äusseren Epithelschicht, unter oft sehr zeitiger Sonderung, ausser dem Epiderm, Stomoderm und Proctoderm auch das Mesoderm hervorgeht; das Enteroderm tritt hier als Organanlage neben anderen auf. Ein Entoderm ist vorhanden (Coelenterier), wenn die innere Epithelschicht ausser dem Enteroderm auch das Mesoderm liefert; nach der Einstülpung des Urdarms (Gastrula) und der eventuellen Bildung des Stomo- und Proctoderms ist die äussere Epithelschicht als Epiderm zu bezeichnen. Die Ausdrücke Ektoderm und Entoderm bedeuten daher immer einerseits Epiderm plus Mesoderm, andererseits Enteroderm plus Mesoderm.

Neben der Quergliederung des Körpers ist auch die Längsgliederung (Segmentierung oder Metamerie) bedingt durch das Mesoderm und zwar durch das Auftreten gesonderter Cölarräume, die sich in regelmässiger Reihenfolge an einander schliessen.

B. Spezielle Organbeschreibung.

Bei der speziellen Organbeschreibung werden die Organe nach ihrer potentiellen Vergleichbarkeit (homologe Organe, siehe Einleitung) eingeteilt und fünf Organsysteme[2]) unterschieden. Die Haut umfasst Epiderm und Ektopleura, eingerechnet den Körperstamm (Euchordaten); der Darm Verdauungsrohr und Entopleura; die Niere Nephroderm und Nephropleura nebst den Ausführgängen; die Gonade Gonoderm, bez. Propagationsherde. und Gonopleura, nebst den Ausführgängen; Cölom, Gefässe und sekundäres Plerom umfassen Cölothel und Vasothel, bez. den phylogenetischen Vorläufer beider, welchen das kompakte sekundäre Plerom (Pleromaten) vorstellt, ferner Cölo- und Vasopleura, nebst eventuell vorhandenen Ausführgängen des Cöloms.

Haut (Derma).

Die Funktion der Haut ist eine überaus mannigfaltige. Die Haut bedingt zunächst den Zusammenhalt des Körpers und verstärkt sich in dieser Hinsicht vielfach durch Entwicklung extra- und intrasomaler Skeletbildungen (Panzer, Schale, Wirbel). An dieser Stützfunktion können sich alle unten zu erwähnenden Teile der Haut beteiligen. Sie vermittelt ferner die Bewegung (lokomotorische Funktion). Wir sehen diese bei den niedersten Formen an das Epithel gebunden (Flimmerung, Epithelmuskulatur), bei den übrigen Formen fast durchgehends auf die tieferen Schichten übertragen (Muskulatur der Ektopleura). Die überaus wichtige Hautfunktion der Sinneswahrnehmung und Reizleitung kommt nur dem Epiderm und seinen

---

[1]) Das Wort „Blast" wird in diesem Buche immer nur auf bestimmte Bildungszellen, nicht auf ganze Epithelien, bezogen.

[2]) Die in der Einleitung p. 9 gesondert angeführten Organsysteme „Plerom und Hohlraumsystem" werden hier aus praktischen Gründen vereinigt.

Derivaten (Nervensystem), die sich ontogenetisch über alle anderen Organe ausbreiten, zu. Eine gleich umfassende, sekundäre Verbreitung finden die der **Atmung** dienenden Tracheen der Tracheaten, während in anderen Fällen (Würmer, Mollusken, Tentaculaten) die Hautatmung lokalisiert erscheint.

Als Haut im engeren Sinne ist das Epithel der Körperoberfläche (**Epiderm, Oberhaut**) und das unmittelbar darunter gelegene Bindegewebe (**dermales Bindegewebe**), das entweder nur eine dünne **Grenzlamelle**, oder eine manchmal beträchtlich dicke, geschichtete Faserlage (**Cutis**) bildet, zu bezeichnen. Bei den niederen Metazoen gliedert sich die ectopleurale Muskulatur innig an die Haut an und wird deshalb als **Hautmuskelschlauch** bezeichnet. Durch Vordringen der Leibeshöhle (Arthropoden) oder durch Verlagerung des Hautmuskelschlauches in die Tiefe (Stammbildung der Vertebraten) löst sich der Zusammenhang. Auch ursprünglich der Oberhaut angehörige Teile (Nervencentren u. a.) können sekundär so weit in die Tiefe sinken, dass ihre Lage eine selbständige wird. Da indessen an Uebergängen, sowohl in Hinsicht auf die formale Ausbildung, als auch betreffs der Funktionsäusserungen (siehe oben), kein Mangel ist, so sollen hier alle Organe zur Besprechung kommen, die sich onto- und phylogenetisch von Oberhaut, Cutis und Hautmuskelschlauch ableiten. Sie werden entsprechend ihrer Beziehungen zu den drei Hautlagen angeführt werden.

Epiderm.

Epiderm. Das Epithel der Körperoberfläche ist nur dann als Epiderm zu bezeichnen, wenn seine Funktion eine ausschliesslich deckende (siehe bei Deckgewebe) ist (Fig. 183). Das gilt für alle Metazoen mit Ausnahme der Cnidarier, bei denen sich das Epithel dauernd an der Bildung der Muskulatur und des Bindegewebes beteiligt; hier muss vom Ektoderm geredet werden, welches die Funktionen des Epiderms und Mesoderms vereint. Mit der Deckfunktion des Epiderms ist sekretorische, perceptorische und nervöse Funktion verknüpft. Alle drei erscheinen bei fortschreitender Entwicklung der Tiergruppen mehr und mehr lokalisiert und sind bei den höheren Vertebraten fast durchaus auf selbständige Organe beschränkt, während das Epiderm vorwiegend Deckfunktion ausübt. Mit dieser weitgehenden Spezialisierung ist mächtige Verdickung (Vielschichtigkeit) des Epiderms verbunden; in letzterer Hinsicht schliesst sich *Sagitta* eng an die Vertebraten an.

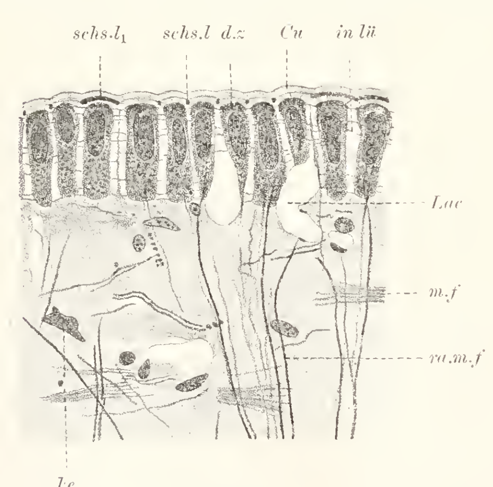


Fig. 183. *Helix pomatia*, **Hautschnitt**, seitlich vom Fuss. *Cu* Cuticula, *schs.l* Schlussleiste, *schs.*l_1 desgl. flächenhaft, *d.z* Deckzelle, *in.lü* Intercellularlücke, von Brücken durchsetzt, *Lac* Lacune, *m.f* Muskelfaser von tangentialem, *ra.m.f* von radialem Verlauf, *ke* Bindezellkern.

Das Epiderm ist Bildner eines **Flimmerkleides** (Fig. 184) oder

einer Cuticula (Fig. 185); in wenigen Fällen (meiste Spongien, Vertebraten, *Sagitta*) fehlt beides. Das Flimmerkleid kann lokal Verstärkung erfahren (Rippen der Ctenophoren (Fig. 186), Wimper-

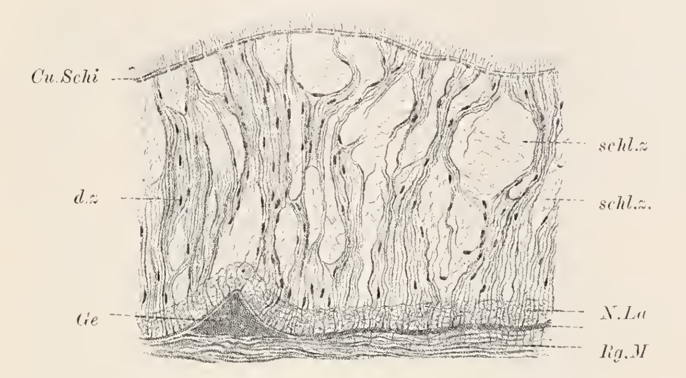


Fig. 184. *Ptychodera clavata*, Epiderm. *d.z* Deckzellen, *schl.z* Schleimzellen, *Cu.Schi* Cuticularschicht, *N.La* Nervenlage, *Ge* Gefäss, *Rg.M* Ringmuskulatur.

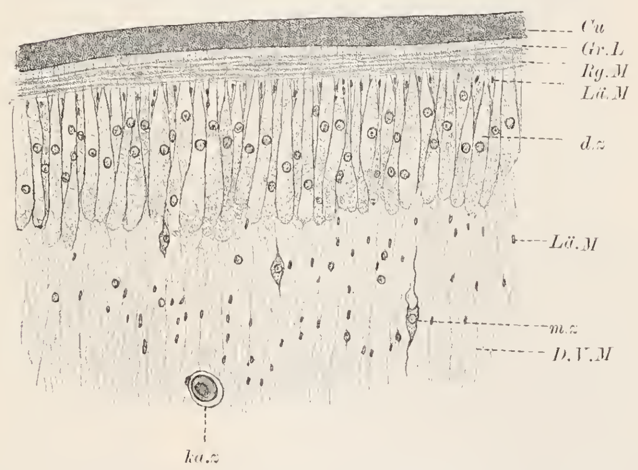


Fig. 185. *Taenia saginata*, Stück eines Querschnitts. *Cu* Cuticula, *Gr.L* Grenzlamelle, *d.z* Deckzellen, *Rg.M* Ringmuskulatur, *Lä.M* Längsmuskulatur, *D.V.M* Dorsoventralmuskulatur, *m.z* Muskelzelle, *ka.z* Kalkzelle.



Fig. 186. *Beroë ovata*, Querschnitt durch ein Rippenpolster. *Po* Polster, *Ep* Flächenepiderm, *Pl* Ruderplättchen. Nach R. HERTWIG.

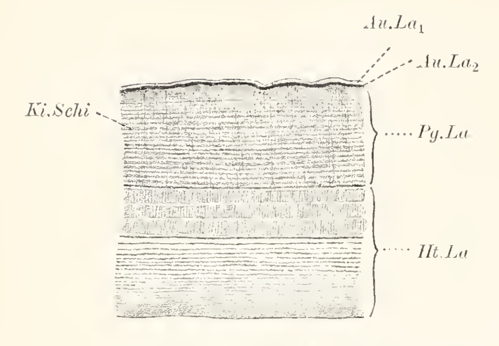


Fig. 187. *Astacus fluviatilis*, Schnitt durch den Panzer. *Au.La*$_1$ und *La*$_2$ äusserste und Aussenlage, *Pg.La* Pigmentlage, *Ht.La* Hauptlage (der unterste Teil wird als Innenlage unterschieden), *Ki.Schi* Kittschichten.

streifen der Kiemen, z. B. bei *Anodonta*); das gleiche gilt für die Cuticula (Panzer der Crustaceen (Fig. 187), Schalen der Mollusken und Brachiopoden, Borsten der Articulaten, Kalkstacheln der Trematoden und niederen Mollusken). Zu unterscheiden sind die nicht spezifisch differenzierten Epidermregionen als Flächenepiderm von den übrigen, z. B. vom stachel- oder schalenbildenden Mantel der Mollusken. Zur Festigung des Zusammenhaltes dient, entsprechend einer Cuticula, auch die Verhornung der oberen Epidermschichten bei den tetrapoden Vertebraten (Fig. 188); bei *Sagitta* verhalten sich dagegen alle Epidermschichten gleichartig (Fig. 189).

Die perceptorische und nervöse Funktion des Epiderms, beziehentlich des Ektoderms (Cnidarier), dokumentiert sich in der Ausbildung von Sinnesorganen und des Nervensystems, die beide hier Erwähnung finden, soweit sie auf das Epiderm beschränkt sind. Die Sinnesorgane repräsentieren gesonderte Ansammlungen auch sonst verstreut vorkommender Sinneszellen, welche Seh-, Hör-, Geruchs- und Tastfunktion, auch statische Funktion ausüben. Das Nervensystem besteht entweder allein aus losen Geflechten von Nervenzellen (Nervenplexus), oder entwickelt zugleich Centren von Knotenform (Ganglien) oder Strangform (Stämme). Bei den

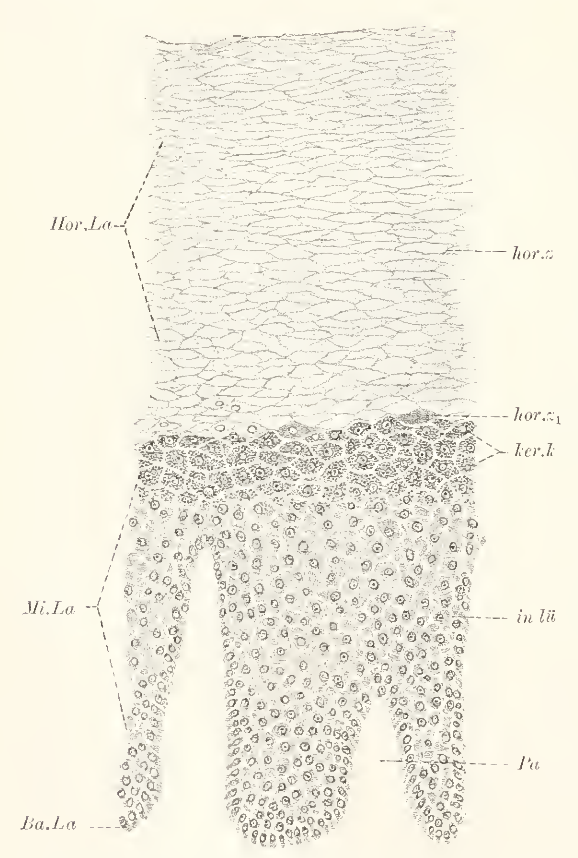


Fig. 188. *Felis domestica*, Epiderm der Fusssohle. *Ba.*, *Mi.*, *Hor.La* Basal-, Mittel-, Hornlage, *Pa* Coriumpapille, *in.lü* Intercellularlücke, *ker.k* keratohyalinhaltige Zellen des Stratum granulosum, *hor.z* Hornzelle, *hor.z*$_1$ desgl., im Stratum lucidum, während Umbildung der Keratohyalinkörner in das Eleidin.

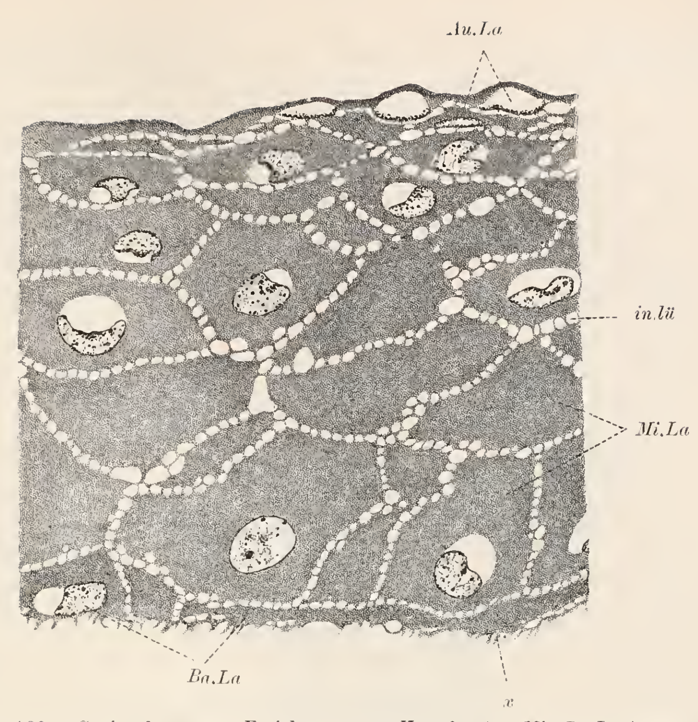


Fig. 189. *Sagitta hexaptera*, Epiderm vom Kopf. *Au.*, *Mi.*, *Ba.La* Aussen-, Mittel-, Basallage, *x* basale aufgefranzte Contur der Basalzellen, *in.lü* Intercellularlücken. Die Kerne zum Teil stark geschrumpft.

Pleromaten kommen der Nervenplexus und das kompliziert gebaute apicale Sinnesorgan der Ctenophoren, die im Epiderm gelegenen Nervenstämme vieler Würmer (z. B. *Sigalion*, Nematoden, siehe Genaueres bei Hautmuskelschlauch), ferner die Sinnesknospen von *Lumbricus*, die Osphradien der Mollusken etc. in Betracht. Bei den Cölenteriern ist eine grössere Mannigfaltigkeit nachweisbar. Der bei den Hydropolypen und Anthozoen diffuse Nervenplexus (Fig. 190) verdichtet sich schon bei den Medusen lokal

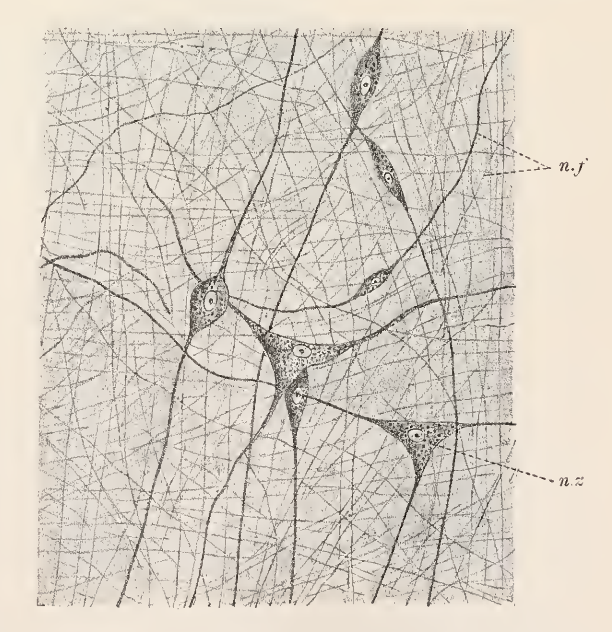
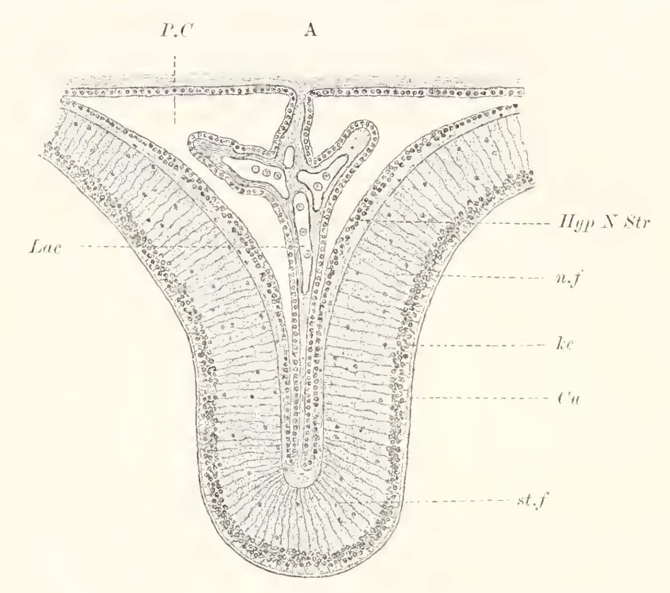


Fig. 190. *Anthea cereus*, Nervenplexus von der Mundscheibe, nach Gebr. HERTWIG. *n.z* Nervenzelle, *n.f* Nervenfaser.

zu zwei gesonderten Stämmen, welche die Epidermstreifen, denen sie eingebettet liegen, als Nervenstreifen charakterisieren. Gehör- und Sehorgane liegen den Streifen eingebettet oder benachbart. Die Gehörorgane charakterisieren sich als solche durch Anwesenheit von Otolithen, welche in offenen Gruben oder geschlossenen Bläschen liegen; die Sehorgane fallen als Pigmentflecke, mit oder ohne Linse auf. Bei den Echinodermen und Enteropneusten sind gleichfalls Nervenstreifen vorhanden; sie umgeben bei den ersteren ringförmig (Ringstreifen) den Mund und verlaufen ventromedial (Radialstreifen) an den Armen (Crinoiden und Asteroiden, Fig. 191); bei den letzteren verlaufen sie dorsal und



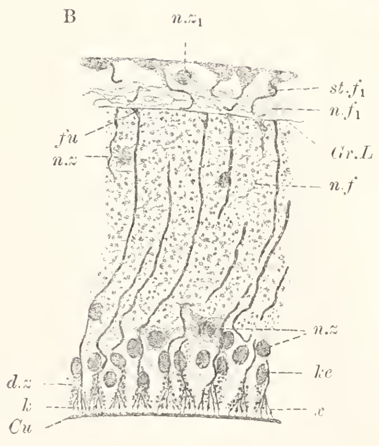


Fig. 191. *Astropecten aurantiacus*, radialer Nervenstreifen, A schematisiert, nach LUDWIG, B Stück desselben. *P.C* Perihämalkanal, *Lac* Blutlacunen, *Hyp.N.Str* hyponeuraler Nervenstreifen, *Cu* Cuticula, *d.z* Deckzellen, *k* äussere Körner an den Endfibrillen (*x*) der Stützfasern (*st.f*), *ke* Kerne der Deckzellen, *n.z* Nervenzellen, *n.f* Nervenfasern, $st.f_1$, $n.z_1$, $n.f_1$ desgl. aus dem hyponeuralen Streifen, *Gr.L* Grenzlamelle, *fu* Fuss der Stützfasern.

ventral. Die Enteropneusten besitzen zugleich noch einen diffusen Plexus, während bei den Asteroiden bestimmt gerichtete Nebenstämme abzweigen (siehe auch Fig. 192 von *Phoronis*). Sehorgane kommen z. B. den Asteroiden an der Spitze der Arme zu.

Vereinigungen von Drüsenzellen zu Drüsenpacketen, die profundoepithelial liegen, sind bei Invertebraten verbreitet (Parapodialdrüsen der Anneliden, siehe Fig. 193 von *Branchiobdella*). Einsenkung der Deckzellen in die Tiefe zeigt Fig. 185.

Cutis.

D e r m a l e s B i n d e g e w e b e (C u t i s). Eine selbständige Bindegewebslage (C u t i s) unter dem Epiderm ist nur bei wenigen Invertebraten entwickelt; gewöhnlich findet sich nur eine dünne G r e n z l a m e l l e. Bei den Pleromaten ist die Cutis nichts als eine periphere Bindegewebslage der Ektopleura (manche Nemertinen, *Sipunculus*, Cephalopoden, *Peripatus* (Fig. 194)). Bei den Cölenteriern ist sie weiter verbreitet und eine selbständigere, aus eigener Anlage hervorgehende Bildung. Sie kann bei den Cnidariern neben der Grenzlamelle, die sowohl vom Ektoderm wie vom Entoderm stammt, als entodermale (?) Scheibengallerte der Medusen, oder als ektodermale Skeletlage der Alcyonarier auftreten. Bei den Echinodermen ist sie besonders stark entwickelt (Fig. 195) und enthält im straffen Fasergewebe neben charakteristischen kalkigen Skeletstücken auch starke Muskelzüge (siehe bei Hautmuskelschlauch). Bei den Chordaten liefert das äussere, sog. Cutisblatt der Ursegmente (Fig. 196) eine straffe Faserlage, welche auch als C o r i u m (L e d e r h a u t) bezeichnet wird.

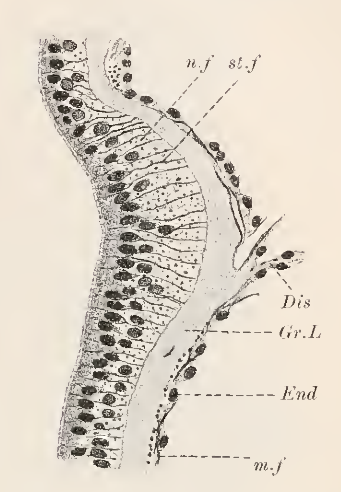


Fig. 192. *Phoronis*, R i n g n e r v e n s t r e i f e n. *st.f* Stützfasern der Deckzellen, *n.f* Nervenfasern, *Gr.L* Grenzlamelle, *End* Endothel des Rumpfcöloms, *m.f* Muskelfasern des Peritoneums, *Dis* Disseppiment.

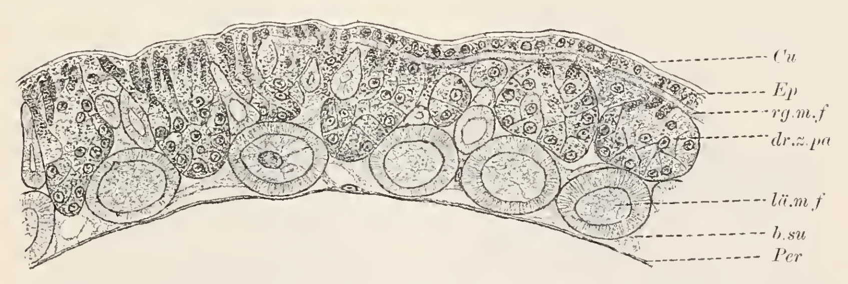


Fig. 193. *Branchiobdella astaci*, H a u t s c h n i t t. *Cu* Cuticula, *Ep* Epiderm, *dr.z.pa* Drüsenzellpacket, *rg.* u. *lä.m.f* Ring- und Längsmuskelfaser, *b.su* Bindesubstanz, *Per* peritoneales Endothel.

Das Corium ist dem Epiderm aufs innigste zugegliedert (Fig. 197) und bildet mit ihm zusammen in vieler Hinsicht ein gemeinsames Ganzes, was sich in der Beteiligung beider an gewissen Organbildungen erweist. Dreierlei Organe sind hier zu erwähnen: D r ü s e n, S i n n e s o r g a n e und S k e l e t b i l d u n g e n. Von D r ü s e n kommen in Betracht die Hautdrüsen der Amphibien, die Bürzeldrüse der Vögel, die Haarbalg- oder Talgdrüsen, Schweissdrüsen (Fig. 155) und Milchdrüsen der Säuger. Wir treffen an ihnen beiderlei formale Ausbildungen, welche für die Drüsen im allgemeinen charakteristisch sind (Fig. 198). Die Hautdrüsen der Amphibien stellen runde Blasen vor und werden deshalb als e i n f a c h e a c i n ö s e D r ü s e n bezeichnet. Die Talgdrüsen sind entweder gleichfalls einfache oder v e r ä s t e l t e

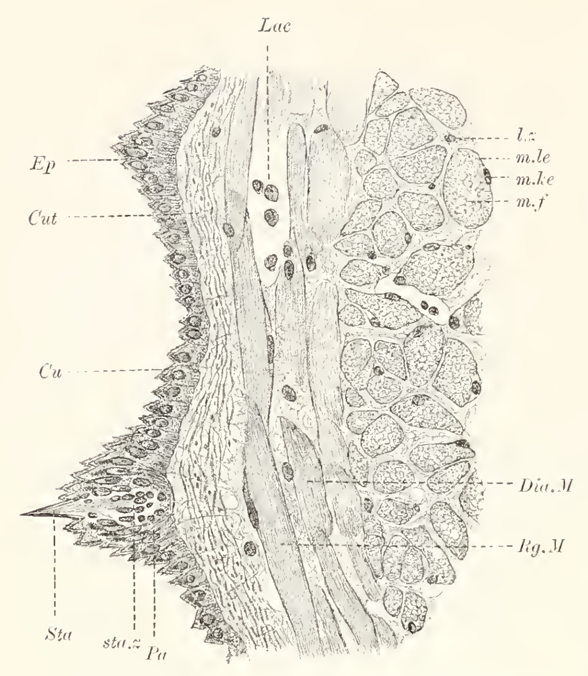


Fig. 194. *Peripatus capensis*, Haut. *Ep* Epiderm, *Cu* Cuticula, *Sta* Stachel, *sta.z* Stachelzellen, *Pa* Stachelpapille, *Cut* Cutis, *Rg.* und *Dia.M* Ring- und Diagonalmuskulatur, *m.f* Längsmuskelfaser, *m.ke*, *m.le* Muskelkern und Myolemm, *l.z* Lymphzelle, *Lac* Lacune.

acinöse Drüsen: bei den letzteren verteilen sich eine Anzahl Acini (auch Alveolen genannt) an einem Ausführungsgange. Die Schweissdrüsen sind einfache gewundene, die Milchdrüsen reich verästelte Schläuche mit Ausführungsgängen (einfache und verästelte tubulöse Drüsen). Das absondernde Epithel stammt vom Epiderm und zwar von dessen Basalschicht. Das Corium liefert eine Grenzlamelle (sog. Membrana propria) und bei den Amphibienhautdrüsen u. grösseren Schweissdrüsen in subepithelialer Lage befindliche glatte Muskelfasern zur raschen Entleerung des Sekretes.

Von den Sinnesor-

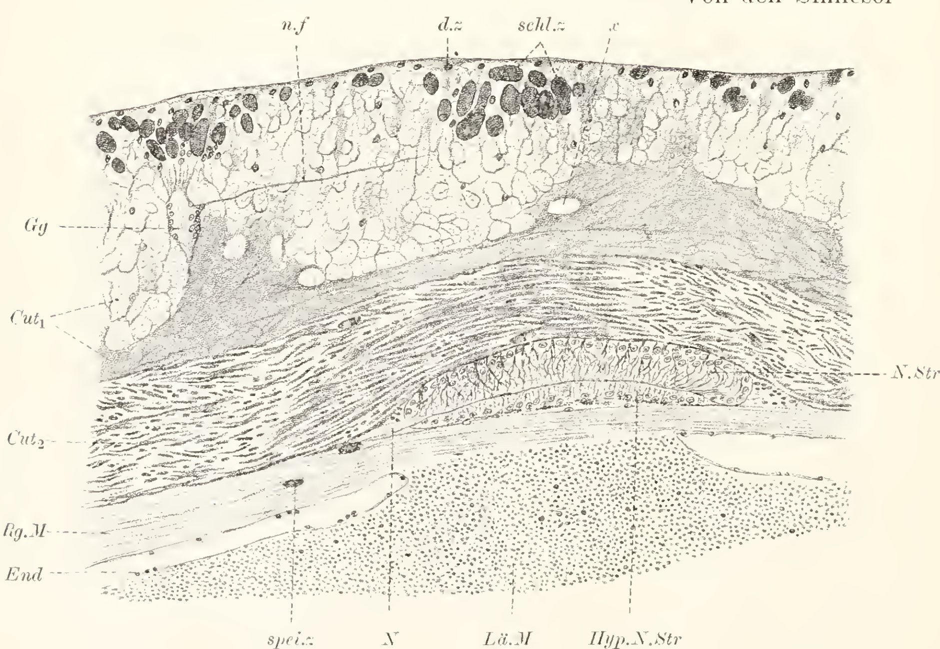


Fig. 195. *Synapta digitata*, Haut. *d.z* Deckzelle, *schl.z* Schleimzelle, *Gg* Hautganglion, *n.f* Nervenfaser, Cut_1 Skeletlage, Cut_2 Faserlage der Cutis, *x* Lücke, entstanden durch Auflösung eines Ankers, *N.Str* radialer Nervenstreifen, *Hyp.N.Str* hyponeuraler Nervenstreifen, *N* Nerv, *Lä.M* Längs-, *Rg.M* Ringmuskulatur, *End* Endothel, *spei.z* mucoide Speicherzelle.

ganen sind die spezifischen Hautsinnesorgane (Sinneshügel) der Fische und Amphibien (Fig. 199), die sich vorwiegend in den sog. Seitenlinien des Körpers vorfinden; ferner die von den Sinneshügeln der Amphibien, ableitbaren Haare der Säuger, die Tastorgane der Anuren und Amnioten und die Endkörperchen der Amnioten, anzuführen. Die Sinneshügel liegen entweder rein epidermal oder in das Corium versenkt, im letzteren Falle an der Basis eines Follikels und von einer frei auslaufenden Wucherung desselben innig umgeben (Organscheide). Das Corium liefert vorallem eine niedrige Papille an der Basis des Organs, durch welche der Nerv herantritt. Der Bau der Haare stimmt im wesentlichen mit diesem Schema überein. Es entfällt der Nerv, wäh-

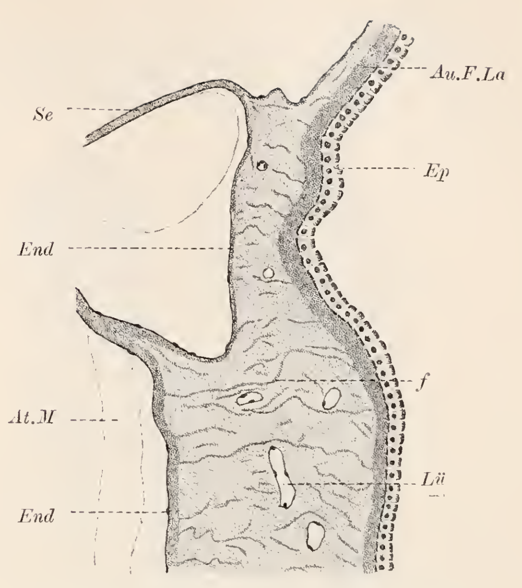


Fig. 196. *Amphioxus lanceolatus*, Cutis am Uebergang des Rumpfes in die Seitenflossen. *Ep* Epiderm, *Au.F.La* äussere Faserlage, *f* radiale Bindefasern der homogenen Lage, *End* Endothel und innere Faserlage, *Se* Septum, *At.M* Atrialmuskel, *Lü* Lücken in der homogenen Lage und Bindezellen. Nach JOSEPH.

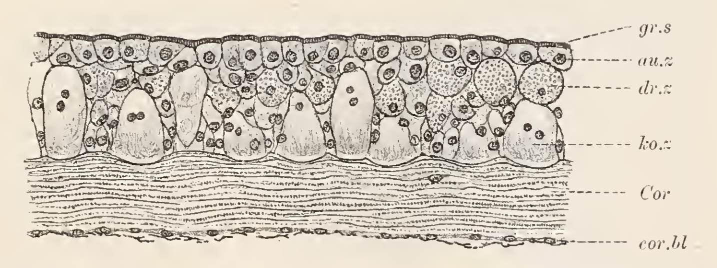


Fig. 197. *Ammocoetes*, Epiderm und Corium. *au.z* Aussenzellen mit Grenzsaum (*gr.s*), *dr.z* Eiweisszellen, *ko.z* Kolbenzellen, *Cor* Corium, *cor.bl* Corioblasten.

rend zugleich das Sinnesorgan unter Metamorphose seiner Elemente zum hornigen Haare, die gleichfalls mächtig entwickelte Organscheide zur Wurzelscheide, wurde (Fig. 200 *Mus*). Das Corium liefert ausser der Papille die Follikelscheide (bindiger Haarbalg) und glatte Muskelfasern (Arrectores pili). In den Follikel münden die Talg- (Haarbalg-)drüsen ein. — Die Tastorgane werden von Nervenzellen (Tastzellen) gebildet. Gruppen von Tastzellen bilden bereits bei den Anuren die sog. Tastflecke; von den Amnioten sind zu erwähnen die mit einfachen Hüllen versehenen, einfachen Tastkörperchen: GRANDRY'sche Körperchen der Vögel (z. B. im Entenschnabel) und die MEISSNER'schen Tastkörperchen der Säuger (z. B. in den Fingerbeeren der menschlichen Hand); ferner die mit ge-

schichteten Hüllen versehenen, sog. Lamellenkörperchen: Herbst'sche Körperchen der Vögel, Vater Pacini'sche Körperchen der Säuger, welch letztere auch im axialen Bindegewebe, in der Entopleura und in den Mesenterien vorkommen. Man trifft die Lamellenkörperchen

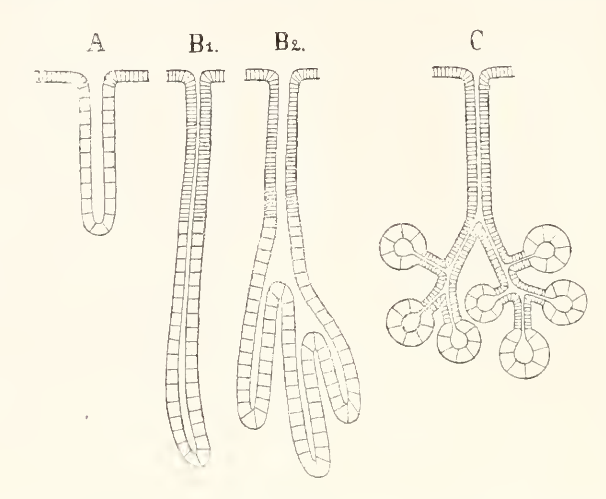


Fig. 198. Schema der vielzelligen Drüsen. Nach B. Hatschek. A tubulöse Drüse, B_1 drüsiger Teil und Ausführungsgang sind differenziert, B_2 verzweigte tubulöse Drüse, C acinöse Drüse.

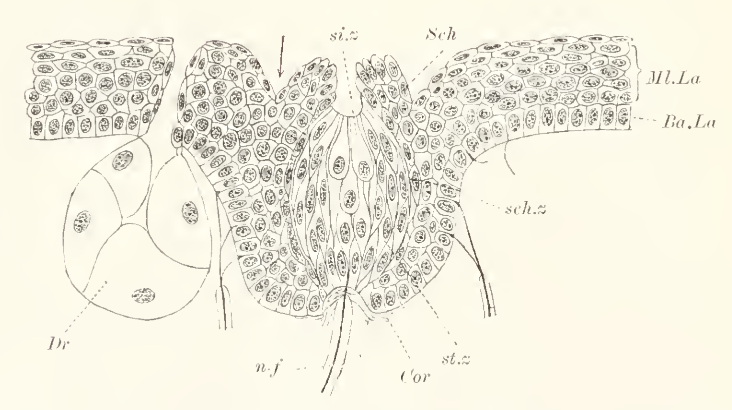


Fig. 199. *Triton cristatus*, Sinnesknospe. *si.z* Sinneszellen, *st.z* Stützzellen, *sch.z* Scheidenzellen, *Sch* Knospenscheide, *Ba.*, *Ml.La* Basal- und Mittellage des Epiderms (die Hornlage ist nicht bezeichnet), *Dr* Hautdrüse. *Cor* Corium. *n.f* Nervenfaser der Papille, seitlich sind Nervenfasern des Follikels dargestellt. Der Pfeil deutet in die follikelartige Einsenkung. Nach Maurer.

bereits bei Reptilien. Scharf von den Tastkörperchen sind die Endkörperchen zu unterscheiden, die im Bindegewebe der Säuger verbreitet sind (z. B. Krause'sche Endkörperchen der Conjunctiva bulbi des Menschen) und freie Endigungen rezeptorischer Axone von sensiblen Nervenzellen in einer geschichteten Hülle vorstellen. Es fehlen hier also Sinneszellen (Tastzellen) in den Körperchen vollständig. Die in die Tastkörperchen eintretenden Nervenfasern dürften übrigens

gleichfalls in rezeptorische Terminalen auslaufen, welche sich den Tastzellen innig anlegen, nicht aber mit ihnen verschmelzen, in welchem Falle ihre Deutung eine wesentlich andere sein müsste.

Als Ausgangspunkt der Skeletbildungen erscheinen papillenartige Wucherungen des Coriums. In diesen tritt ein kalkiges Skeletstück auf, das entweder die Form eines Zahnes (Hautzähne der Selachier, Fig. 201) oder einer Schuppe (Teleostier) oder einer Knochenplatte (Panzer der Accipenseriden, der Chelonier, der Edentaten) zeigt. Das Epiderm beteiligt sich an der Skeletbildung, z. B. bei den Cheloniern, durch Ausbildung von Hornplatten (Schildpatt), deren Anordnung übrigens unabhängig von der der Knochentafeln ist. In anderen Fällen entwickelt es allein über mächtigen Coriumpapillen, die nur ernährende Bedeutung haben, Hornschuppen (Reptilien, Fuss der Vögel), Federn (Vögel), Krallen der Amnioten, Nägel und Hufe der Sänger.

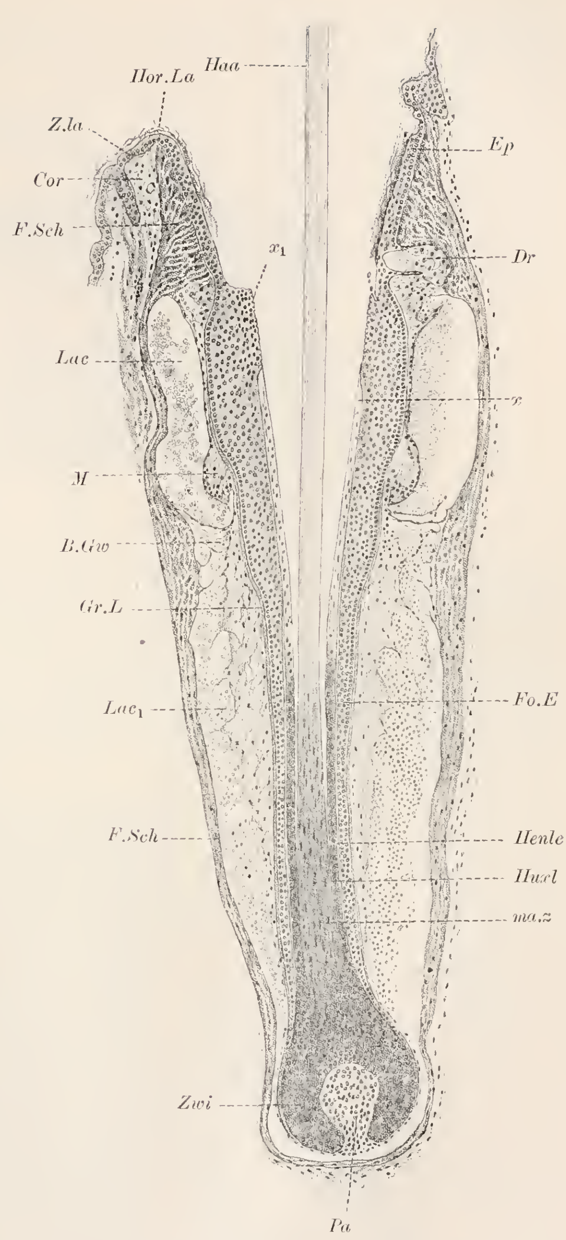


Fig. 200. *Mus musculus*, Schnurrhaar und Haarfollikel, längs. *Haa* Haar, *ma.z* Markzellen (nur ein Paar angeschnitten), *Zwi* Haarzwiebel, *Pa* Papille, *Henle*, *Huxl* HENLE'sche und HUXLEY'sche Lage der Wurzelscheide, die bei x endet, *Fo.E* Follikelepithel, endet bei x_1, *Gr.L* Glashaut, *F.Sch* Follikelscheide (Haarbalg), *B.Gw* inneres lockeres Bindegewebe, durchsetzt von Bluträumen (Lac_1), *Lac* Ringlacune, *M* Ansatzstelle der Arrectores pili, *Dr* Talg-(Haarbalg-)drüse, *Ep* Epiderm, *Hor.* und *Z.La* Horn- und Zellenlage desselben, *Cor* Corium.

Hautmuskelschlauch.

Hautmuskelschlauch. Im Bereiche des Hautmuskelschlauches liegen zahlreiche Drüsen und Sinnesorgane, vor allem aber die meisten

Centren des Nervensystems mit ihren oberflächlichen Ausbreitungen, die ektopleurale Muskulatur und das ektopleurale Bindegewebe. Blut- und Lymphgefässe werden, weil

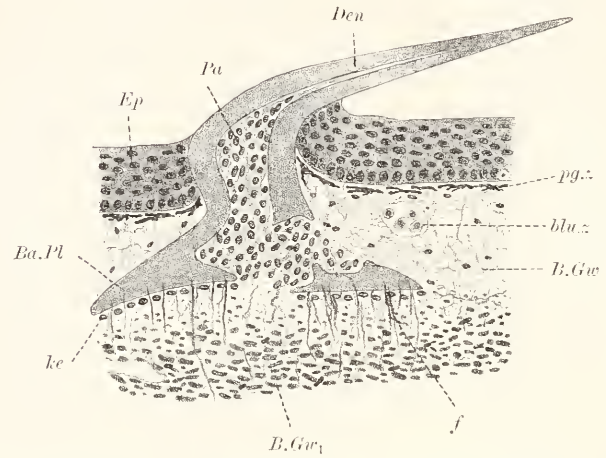


Fig. 201. Hautzahn. Nach KLAATSCH und eigenen Präparaten. *Ep* Epiderm, *Den* Dentin, *Ba.Pl* Basalplatte, *Pa* Bindegewebe der Zahnpapille, *B.Gw* und $B.Gw_1$ obere und untere Schicht des Cutisbindegewebes, *ke* Kerne der Knochenbildungszellen, *f* aufsteigende Bindefasern, *pg.z* Pigmentzellen, *blu.z* Blutzellen.

nicht auf die Haut beschränkt und nicht von der Oberhaut ableitbar, in einem anderen Kapitel berücksichtigt.

Die Beziehung der Muskulatur zur Haut tritt am deutlichsten bei den Würmern (Fig. 202), bei den Enteropneusten und Chätognathen

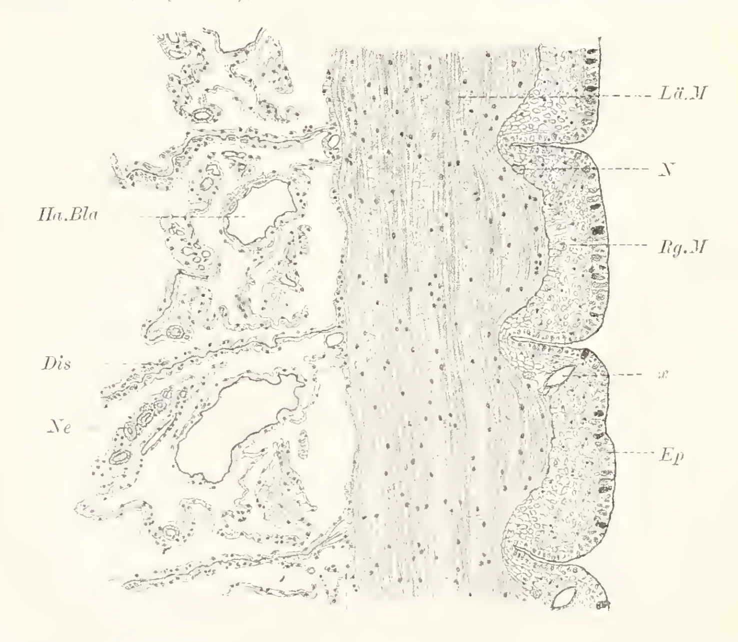


Fig. 202. *Eisenia* (*Lumbricus*) *rosea*. Längsschnitt der Körperwand. *Ep* Epiderm, *Rg.M* Ringmuskulatur, *Lä.M* Längsmuskulatur, *N* Ringnerv, *x* Endkanal des Nephridiums, *Ne* Anschnitt einer Nephridialschleife, *Ha.Bla* Harnblase, *Dis* Dissepiment.

hervor. Der Hautmuskelschlauch besteht hier seinem wesentlichsten Teile nach aus der Längsmuskulatur, welche mächtig und in charakteristischer Anordnung entwickelt ist. Gewöhnlich kommt auch eine äussere Ringmuskulatur und nicht selten zwischen dieser und der Längsmuskulatur eine Diagonalmuskulatur in zwei sich kreuzenden Systemen zu. Das zwischen den Muskelfasern oder Faserbündeln vorhandene Bindegewebe wird als Perimysium bezeichnet. Unter den Pleromaten fehlt der Hautmuskelschlauch den Spongien, die überhaupt der Muskulatur entbehren; bei den Ctenophoren ist er noch nicht vom Plerom gesondert. Bei den Crustaceen (Fig. 203)

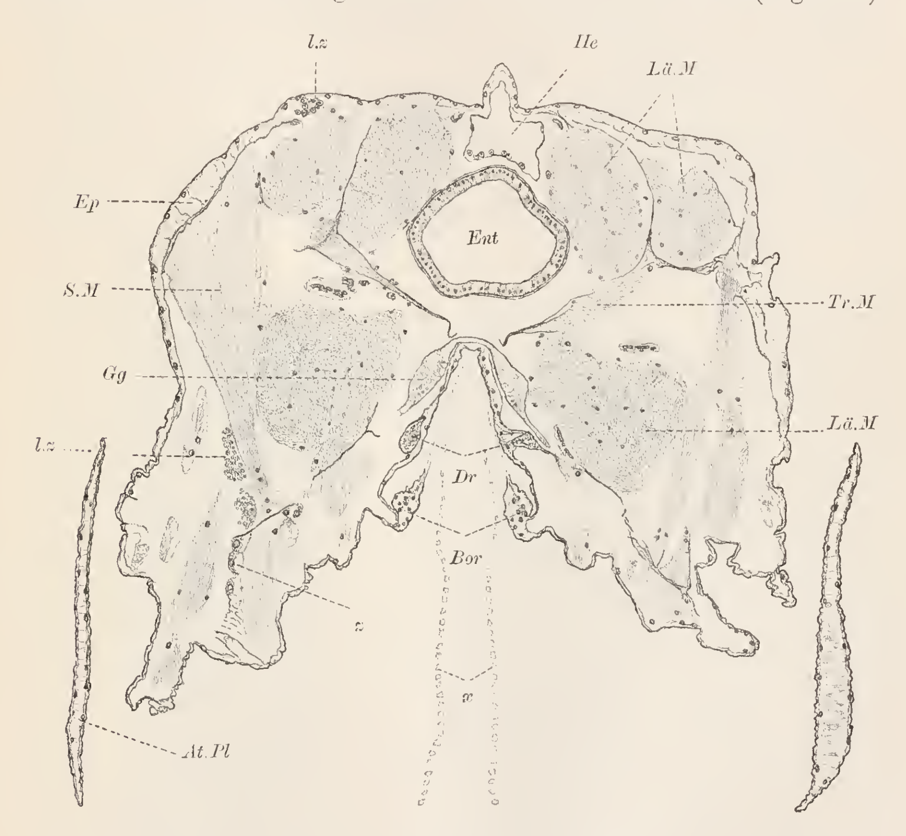


Fig. 203. *Branchipus stagnalis*, Querschnitt des Thorax. *Ep* Epiderm, *Gg* Ganglion, *At.Pl* Atemplatte, *Dr* Bauchdrüsen, *Bor* Kante des proximalen Enditen mit Borste, *x* Borstenanschnitte anderer Enditen, *Ent* Enteron, *He* Herz, *l.z* Lymphzellen, *z* lymphoide Zellen, *Lä.*, *Tr.*, *S.M* Längs-, Transversal-, Sagittalmuskeln.

und höheren Tracheaten ist er in Muskelbündel aufgelöst, bei den Mollusken stark reduziert und nur in Beziehung zur Schale erhalten. Unter den Cölenteriern zeigen die Cnidarier sämtliche hier in Betracht kommende Muskulatur noch in der eigentlichen Haut gelegen. die Enteropneusten, *Sagitta*, *Phoronis* und Verwandte sie der Haut, in gleicher Weise wie bei den Anneliden, zugeordnet. Bei allen erwähnten Gruppen kommt das Bindegewebe als gesonderter Faktor nicht in Betracht. Anders dagegen bei den Vertebraten. Hier erscheint so-

wohl die Muskulatur, wie auch das nicht zur Cutis gehörige Bindegewebe embryonal als selbständige Anlage, die aber zum Teil sekundäre Beziehungen zur Haut gewinnt. Phylogenetisch leitet sich die Stamm-muskulatur und das axiale Bindegewebe der Euchordaten zweifellos vom Hautmuskelschlauche und zwar von der Längsmuskulatur desselben ab, während die übrigen Muskellagen verschwinden. Ferner muss die Cutis der Echinodermen als Aequivalent der gesamten Episomfalte der Euchordaten betrachtet werden, da sie auch die Stammmuskulatur enthält. Die Episomfalte gliedert sich bei *Amphioxus* in doppelter Weise. Eine äussere Falte, welche das Myocöl umschliesst, liefert Cutis und Stammmuskulatur; eine innere Falte, die das Sklerocöl umschliesst, liefert das axiale Bindegewebe. Bei den Vertebraten ist die Faltenbildung verwischt (siehe bei Füllgewebe).

Körperstamm.

Die Stammmuskulatur gewinnt durch oberflächliche, sog. Hautmuskeln, sekundär innige Beziehung zur Haut; ebenso das axiale Gewebe, von welchem sich die Myosepten und das subcutane Gewebe (Unterhautbindegewebe) ableiten. Letzteres ist nicht selten ausserordentlich fettreich (Panniculus adiposus). Im axialen

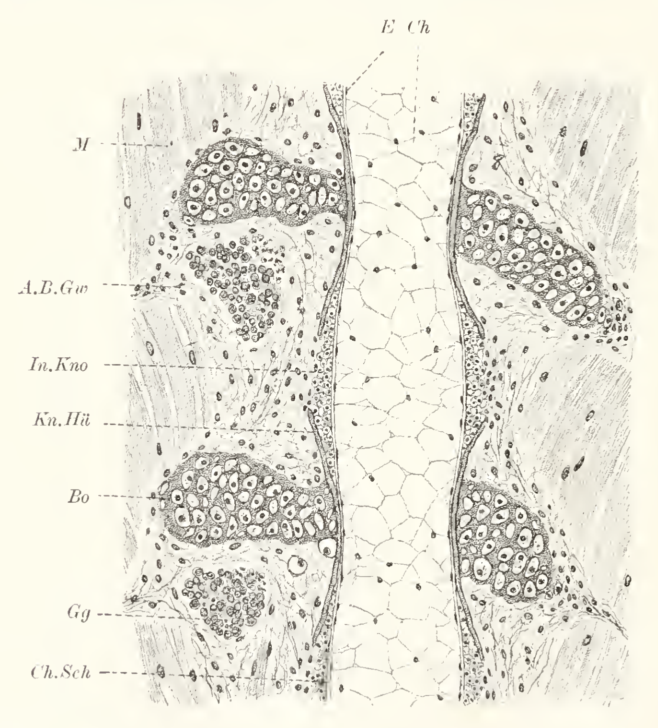


Fig. 204. *Salamandra maculosa*, Larve, Chorda längs und Umgebung. *Ch* Chorda, *E* Chordaepithel, *Ch.Sch* Chordascheide, *Gg* Spinalganglion, *In.Kno* Intervertebraler Knorpel, *Kn.Hä* Knochenhülse, *Bo* oberer Bogen, *A.B.Gw* axiales Bindegewebe, *M* Rückenmuskel.

Bindegewebe entwickelt sich das Achsenskelet der Vertebraten (Fig. 204), das aus der gegliederten Wirbelsäule und dem ungegliederten Schädel besteht. An letzterem beteiligen sich Knochenplatten, die der Haut entstammen; dasselbe gilt auch für Teile des

Schultergürtels, des Sternums und anderer Skeletmassen, deren Lagebeziehung zur Haut sowieso eine enge ist. Charakteristisch für die Skeletbildung im axialen Bindegewebe erscheint die knorpelige Voranlage oder dauernd knorplige Beschaffenheit der einzelnen Skeletstücke. Die Knorpelbildung kommt dem Corium nur in seltenen Fällen zu.

An dieser Stelle ist auch die Chorda[1]) zu erwähnen. Ihr Auftreten ist innig verbunden mit der Ausbildung der episomalen Falte, also mit der Entfremdung des Bindegewebes und der Muskulatur von der Haut. Sie entsteht als lokalisierte, eigenartige Bindegewebsanlage durch Abfaltung vom Entoderm, zwischen den episomalen Falten, und stellt einen festen elastischen Skeletstab (Achsenstab) vor, an den sich die Stammmuskulatur und das axiale Bindegewebe anschmiegen. Die Entwicklung der Wirbelsäule und des Schädels veranlasst ihre Rückbildung.

Nervensystem.

Das centrale Nervensystem sondert sich sowohl bei den Pleromaten (Zygoneuren), als auch bei den Cölenteriern (Enterocölier) von der Oberhaut. Bei den Zygoneuren kommt es zur Entwicklung von Stammmark, bei den Enterocöliern von Kanalmark. Ersteres entsteht durch Abspaltung der basiepithelial gelegenen Stämme (siehe oben), denen auswandernde epitheliale Stützzellen in Form von Gliazellen folgen, vom Epiderm; letzteres durch Abfaltung der ganzen Nervenstreifen. Wir treffen bei den Anneliden die Abspaltung in verschiedenen Stufen sich vollziehend, während bei den niederen Würmern, mit Ausnahme der Nematoden, das Mark bereits profund gelegen ist. Zwei dicht nebeneinander, medioventral gelegene Stämme (Bauchmark), die oft von reichlichem Hüllgewebe umgeben sind, befinden sich bei *Polygordius* und *Sigalion* noch in basiepithelialer, bei *Nereis* (Fig. 205) in subepithelialer und bereits teilweis in profunder Lage. Bei vielen Anneliden, z. B. *Lumbricus* (Fig. 206), und bei den Arthropoden ist das Bauchmark sogar in die Leibeshöhle eingesenkt; doch erweist seine bindige und muskulöse Umhüllung, und vor allem die embryonale Entwicklung, die Zugehörigkeit zur Haut. Das Bauchmark gliedert sich in der Längsrichtung in einfache Faserstränge (Konnektive) und segmental gelegene Ganglien, auf welche die Nervenzellen und Pilen (Geflechte der feineren Verzweigungen) beschränkt und in denen die Stränge durch Kommissuren verbunden sind. Bei den Plathelminthen, Nemertinen und Mollusken liegen die Stämme immer in der Tiefe, doch weit von einander getrennt und sind selten in der Zweizahl, in vielen Fällen zu viert (Mollusken), entwickelt. Eine Sonderung in Konnektive und Ganglien kommt dabei nur den Mollusken zu; immer ist jedoch, auch bei Anneliden und Arthropoden, der vorderste, dorsal gelegene Teil des Nervensystems ganglienartig ausgebildet (Oberschlundganglion oder Gehirn).

Unter den Enterocöliern zeigen bereits viele Echinodermen die Abfaltung der ringförmigen und radialen Nervenstreifen von der Oberfläche, wobei jedoch zugleich undifferenziertes Flächenepiderm mit einsinkt und die Decke des abgeplatteten Kanals bildet. Echtes Kanalmark zeigen von den Prochordaten nur die Enteropneusten (Fig. 207) lokal entwickelt (Kragenmark); allgemein kommt es den Chordaten zu. Der Nervenstreifen erscheint hier zur Kanalwand eingebogen; er

[1]) Siehe auch bei Darm.

wahrt bei den Enteropneusten dauernd Beziehungen zum Epiderm, bei den Chordaten nur embryonal (Neuroporus). Die Stämme liegen

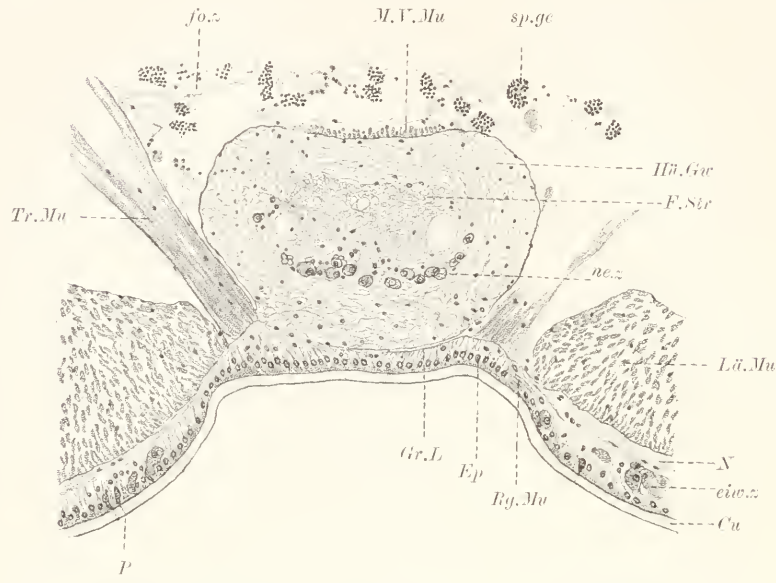


Fig. 205. *Nereis diversicolor*, Nervenstreifen und Umgebung. *Cu* Cuticula, *P* Porus einer Drüsenzelle, *Ep* Epiderm, *eiw.z* Eiweisszellen, *N* Nerv, *Gr.L* Grenzlamelle, *Rg., Lä., Tr., Me.V.Mu* Ring-, Längs-, Transversal-, Medioventrale Muskulatur, *ne.z* Nervenzellen, *F.Str* Nervenfaserstrang, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *sp.ge* Spermogenne, *fo.z* Follikelgewebe.

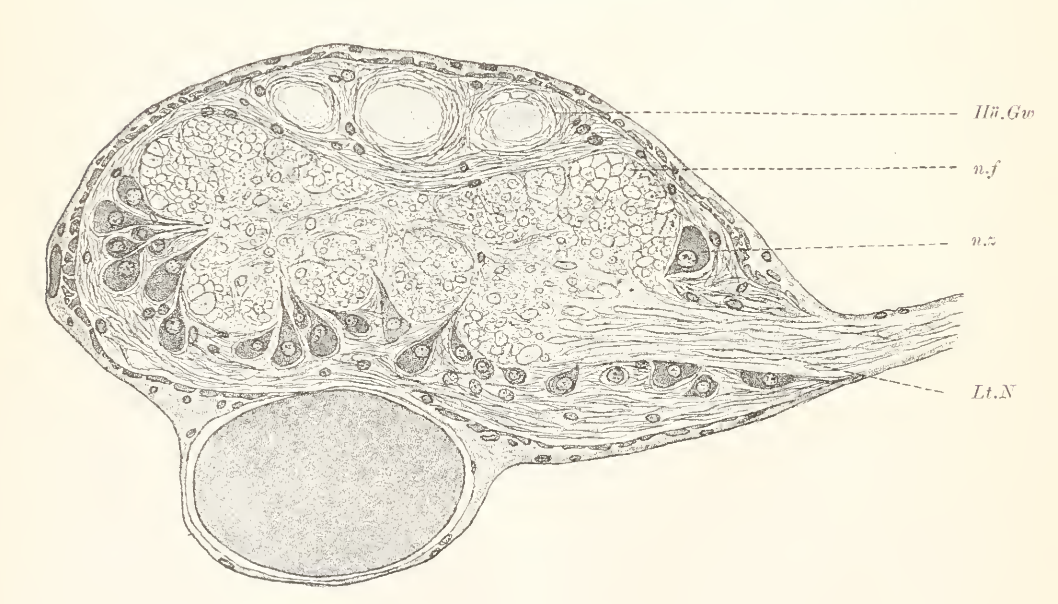


Fig. 206. *Eisenia (Lumbricus) rosea*, Querschnitt eines Ganglions. *n.z* Nervenzelle, *n.f* Nervenfaser, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *Lt.N* Lateralnerv.

also dauernd epithelial. Sie sind bei den Chordaten in der Einzahl ausgebildet und finden sich dorsal über der Chorda (Rückenmark);

das Vorderende schwillt durch Ausweitung des centralen Hohlraums (Centralkanal) und Verdickung der Wandung zum bläschenförmigen Gehirn an. Die Sonderung der Fasermassen von den Nervenzellen und Pilen führt zur Ausbildung der grauen und weissen Substanz (Fig. 208 *Lepus*).

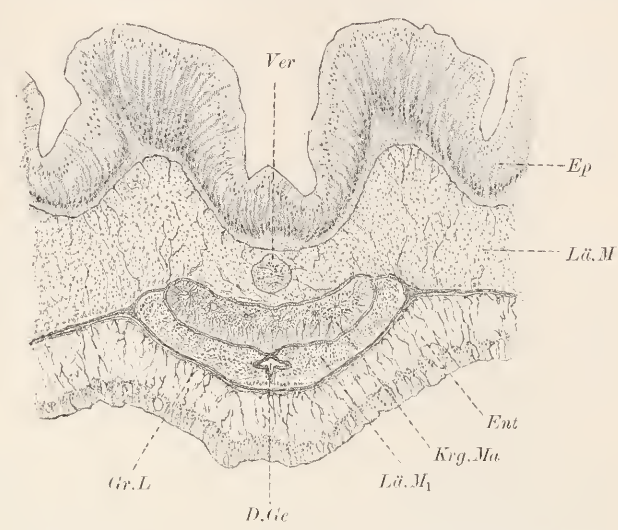


Fig. 207. *Ptychodera clavata*, Kragenmark (*Krg.Ma*) und Umgebung. *Ep* Epiderm, *Ver* Verbindungskanal zum Kragenmark, *Ent* Enteroderm, *Gr.L* Grenzlamelle, *D.Ge* dorsales Gefäss, *Lä.M* Längsmuskulatur, *Lä.M*$_1$ desgl., tiefliegendes Feld.

Von den Centren gehen die Nerven ab, die entweder vereinzelte Zellen enthalten oder ganz frei von solchen sind. Sie verbreiten sich über alle Teile der Haut, über den Darm, die Gonaden, Nieren und Gefässe und enden zum Teil in den bereits erwähnten und noch zu erwähnenden Sinnesorganen, wo ihre Fasern mit Zellen zusammenhängen oder frei auslaufen, oder sie innervieren die Muskulatur und Drüsenzellen oder lösen sich

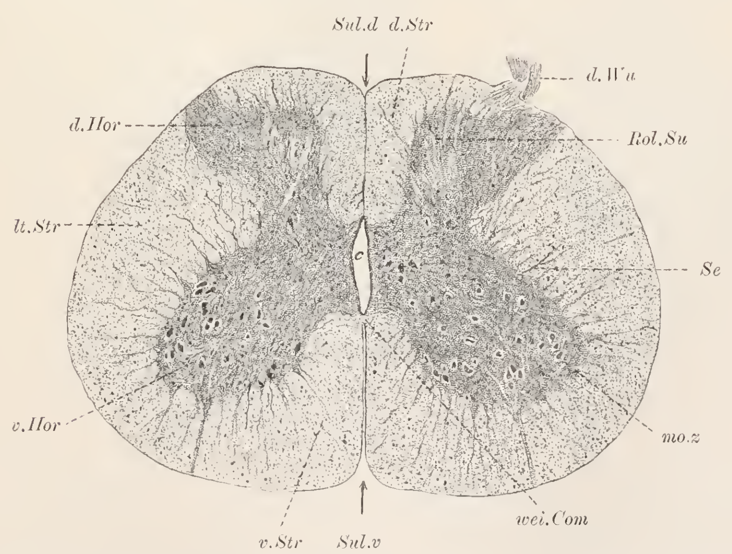


Fig. 208. *Lepus cuniculus*, Brustmark quer. *c* Centralkanal, *Sul.d* und *v* Sulcus dorsalis und ventralis, *v.* und *d.Hor* ventrales und dorsales Horn, ersteres mit motorischen Zellen (*mo.z*), letzteres mit Substantia Rolandi (*Rol.Su*), *v.*, *lt.*, *d.Str* ventraler, lateraler, dorsaler Nervenfaserstrang, *wei.Com* weisse Commissur, *d.Wu* dorsale Wurzel.

auf in freie, in allen Geweben, vor allem aber in den Deckgeweben gelegene, receptorische Terminalen, die gleich den Endkörperchen (siehe oben) ein unbestimmtes Allgemeingefühl vermitteln dürften.

Bei den Vertebraten erscheint ein Teil des Nervensystems, das sog. sympathische Nervensystem, von grosser Selbständigkeit und von reicher formaler Differenzierung (Ganglien, Konnektive und Nerven); zugleich sind die Fasern durch den Mangel einer Myelinscheide von den Fasern des übrigen Systems scharf unterschieden. Während letzteres die zum Bewusstsein kommenden Vorgänge regelt, dient ersteres der Regulierung unbewusst sich vollziehender Vorgänge an den inneren Organen (Herz, Gefässe, Darm).

Die nervösen Centren und die Nerven sind bei Abspaltung oder Abfaltung vom Epiderm von einer Neuropleura umgeben, die gewöhnlich nur aus einer Neurallamelle, bez. aus einem Perineurium (siehe *Astacus* und Spinalnerven der Vertebraten im spez. Teil), beim Rückenmark und Hirn der Vertebraten dagegen aus drei Bindegewebslagen (Pia mater, Arachnoidea, Dura mater) besteht. Auch in das Innere der Nerven und Centren dringt oft Bindegewebe ein (Endoneurium, siehe an den gleichen Stellen des spez. Teils Näheres).

Sinnesorgane.

Die meisten Sinnesorgane sind nicht auf die Haut beschränkt, sondern befinden sich in tieferer Lage, in der Unterhaut, unter oder ohne Wahrung des Zusammenhangs mit dem Epiderm. Sehr einfach liegen die Verhältnisse bei den Tast-, Geruchs- und Geschmacksorganen der Arthropoden, deren Sinnes- oder Sinnesnervenzellen, einzeln oder in Gruppen, unter die Haut verlegt sind und einen perceptorischen Fortsatz in spezifisch gestaltete Borsten senden. In anderen Fällen umfasst das Organ einen grösseren Hautkomplex, der als Grube, Schlauch oder geschlossenes Bläschen in die Tiefe einsinkt. Dieses Schema der Differenzierung gilt fast für sämtliche umfangreichere Sinnesorgane. Nur einzelne Teile der Einsenkung repräsentieren das Sinnesepithel; die übrigen stellen Hilfsorgane vor, z. B. das Pigmentepithel der Augen, Fig. 53 (*Euplanaria*). Als Gruben, die sich oft tief einsenken, sind ganz allgemein die Geruchsorgane entwickelt. Die Hörorgane stellen gewöhnlich Bläschen vor, die sich vom Epiderm abschnüren und im Innern Konkremente (Otolithen) erzeugen, deren Bewegung auf Sinneshaare einwirkt (Fig. 209). Bei dem Corti'schen Organ der Säuger wirkt die sog. Membrana tectoria im gleichen Sinne auf die Hörzellen (Fig. 210 *Cava*). Die Crustaceen zeigen offene Gehörsäckchen an der Basis der ersten Antenne; bei den Insekten dagegen durchspannen Gruppen eigenartiger Nervenzellen saitenartig die Leibeshöhle (Chordotonalorgane Fig. 211) und reagieren auf Schallwellen, die durch

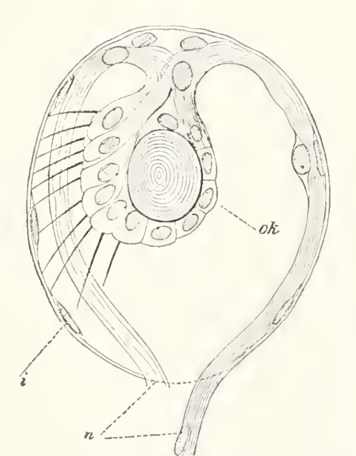


Fig. 209. Hörbläschen von *Carmarina hastata*. *i* Wand des Hörbläschens, längs derselben tritt von zwei Seiten der Nerv (*n*) an das Hörkölbchen (*ok*) heran. Nach Hertwig. Aus dem Lehrbuch von Hatschek.

Membranen über Tracheenblasen verstärkt werden können (Tympanalorgane). Die Augen (Sehorgane) stellen entweder einfache Gruben (Fig. 212 *Haliotis*) oder abgeschlossene Bläschen dar, an denen die hintere (Anneliden, Fig. 213, Cephalopoden) oder die vordere Wand

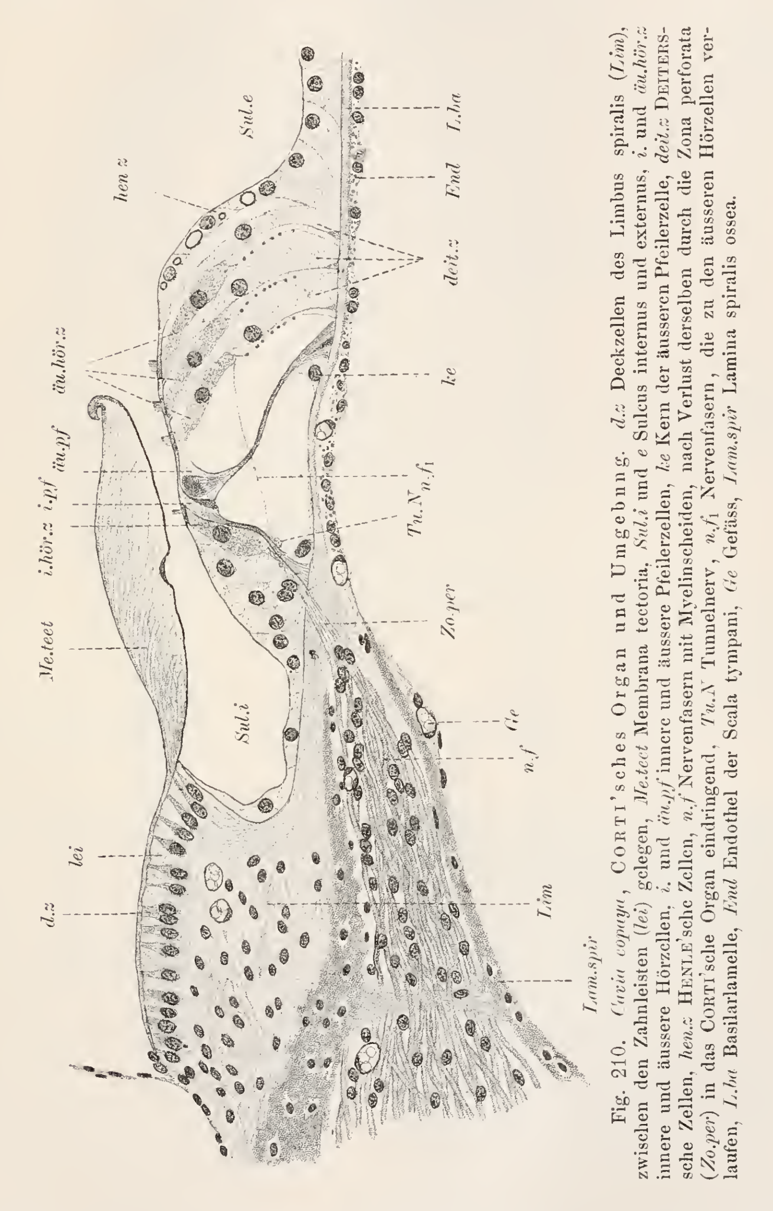


Fig. 210. *Cavia cobaya*, CORTI'sches Organ und Umgebung. *d.z* Deckzellen des Limbus spiralis (*Lim*), zwischen den Zahnleisten (*lei*) gelegen, *Me.tect* Membrana tectoria, *Sul.i* und *e* Sulcus internus und externus, *i.* und *äu.hör.z* innere und äussere Hörzellen, *i.* und *äu.pf* innere und äussere Pfeilerzellen, *ke* Kern der äusseren Pfeilerzelle, *deit.z* DEITERSsche Zellen, *hen.z* HENLE'sche Zellen, *n.f* Nervenfasern mit Myelinscheiden, nach Verlust derselben durch die Zona perforata (*Zo.per*) in das CORTI'sche Organ eindringend, *Tu.N* Tunnelnerv, $n.f_1$ Nervenfasern, die zu den äusseren Hörzellen verlaufen, *L.ba* Basilarlamelle, *End* Endothel der Scala tympani, *Ge* Gefäss, *Lam.spir* Lamina spiralis ossea.

(inverse Augen, z. B. *Pecten*) das Sinnesepithel liefert. Bei den Arthropoden tritt das Sinnesepithel als solide Abspaltung vom Epiderm (Fig. 214) auf und entsteht vielfach zugleich mit einem zugehörigen Optikusganglion. Eigenartig ist die Augenbildung bei den Vertebraten, insofern als hier die Augenblasen vorgestülpte Teile des

Fig. 211. Ein dreifaches Chordotonalorgan aus der Larve von *Corethra*. *sz* Sinneszellen mit *st* ihren Stiften, *b* Bändchen, durch welche die Sinneszellen gespannt werden, *n* Nerv. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

Fig 212. *Haliotis tuberculata*, Auge längs. *Re* Retina, *Glas* Glaskörper, *N* Augennerv, *N.Pls* Nervenplexus, *Ep* Epiderm, *Lac* Lacune, *BGw* Bindegewebe.

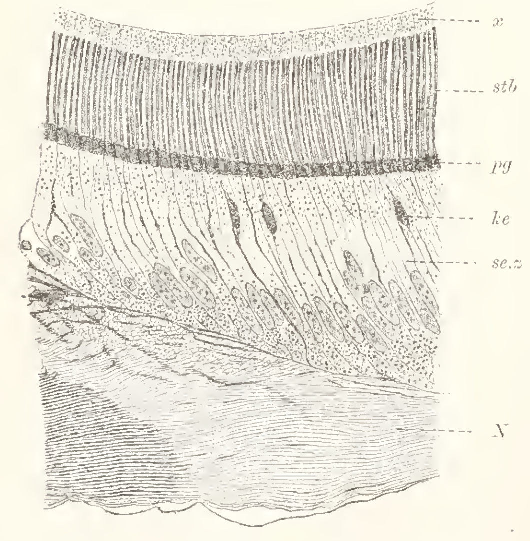


Fig 213. Alciopidenauge, Stück der Retina. *N* Nerv, *se.z* Sehzelle, *pg* pigmentierter Teil, *stb* Sehstab, *x* körnige Grenzschicht mit den Enden der Neurofibrillen, *ke* Kern einer Zwischenzelle fraglicher Bedeutung.

Gehirns bilden, die mit letzterem durch den hohlen Optikusnerv Verbindung wahren. Das Sinnesepithel zeigt hier einen sehr komplizierten Bau (Fig. 215 *Rana*), der im wesentlichen mit dem der Gehirnwand übereinstimmt. Die eigenartige Entstehung muss als eine sekundäre, veranlasst durch die Abfaltung des Nervensystems vom Epiderm, betrachtet werden. Das Sinnesepithel ist an der äusseren Blasenseite, also invers, gelegen.

An der Bildung der erwähnten Sinnesorgane beteiligt sich das Bindegewebe des Hautmuskelschlauchs, bez. das axiale

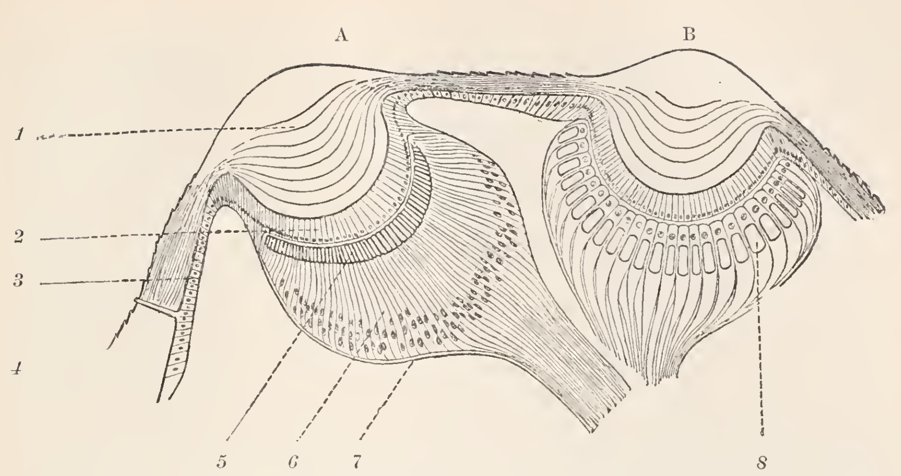


Fig. 214. Durchschnitt durch A ein vorderes und B ein hinteres Auge der Kreuzspinne, *Epeira diadema* (nach GRENACHER, aus CARRIÈRE). *1* Cuticularlinse, *2* Glaskörperzellen, *3* Hypodermis, *4* Cuticula, *5* Stäbchen, *6* Retinazellen, 7 Basalmembran, die Augenkapsel bildend, *8* stäbchenartige Gebilde des hinteren Auges, welche im Innern der Retinazellen, hinter den Zellkernen liegen. Dies sind zweischichtige Napfaugen. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

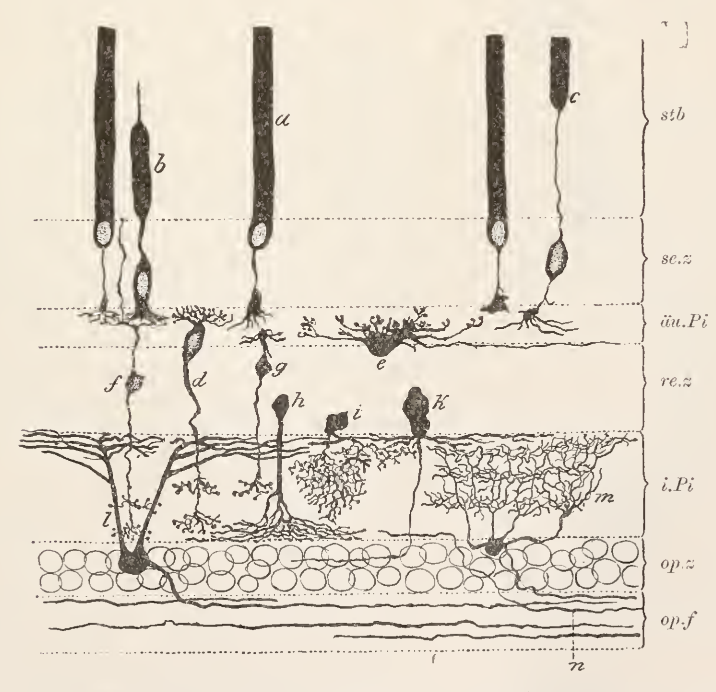


Fig. 215. *Rana esculenta*, Retinaelemente nach Silberschwärzung, nach CAJAL. *stb* Stab-, *se.z* Sehzell-, *re.z* Retinazell-, *op.z* Opticuszell-, *op.f* Opticusfaserschicht, *äu.* und *i.Pi* äusseres und inneres Neuropil, *a* Stab, *b* Zapfen, *c* keulenförmiger Stab, *e—i* Retinazellen, *e* multipolare Zelle, die sich ausschliesslich im äusseren Pil verzweigt, *i* sog. Spongioblast, ohne sicher nachgewiesenen Axon, *f* bipolare Zelle mit receptorischem Fortsatz, der bis zur Limitans verläuft, *k, l, m* Opticuszellen, *k* in Retinazellschicht gelegen, *n* Opticusfaser.

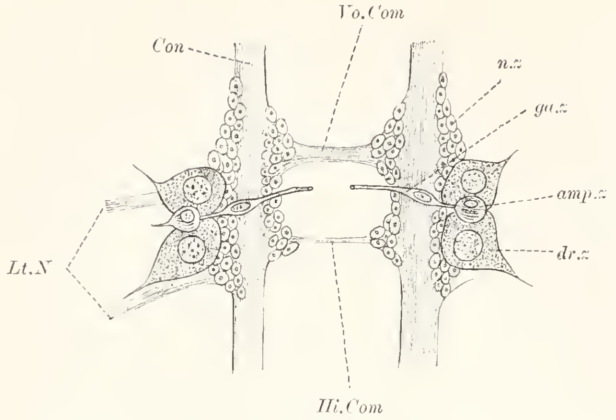


Fig. 216. *Branchipus stagnalis*, Ganglion des Bauchmarks. *Con* Connectiv, *Vo.* und *Hi.Com* vordere und hintere Commissur. *Lt.N* Lateralnerv, *dr.z* Drüsenzelle, *amp.z* Ampullenzelle, *ga.z* Gangzelle.

Gewebe der Euchordaten, in mannigfaltiger Weise, indem es einerseits isolatorische Hüllen (Aesthopleuren), die auch verknöchern können (knöchernes Labyrinth z. B.) andererseits Hilfsvorrichtungen für die Sinneswahrnehmung (Linse und Glaskörper der Augen) liefert. Die Muskulatur liefert vielfach für die Augen Accommodations- u. Rotationsmuskeln.

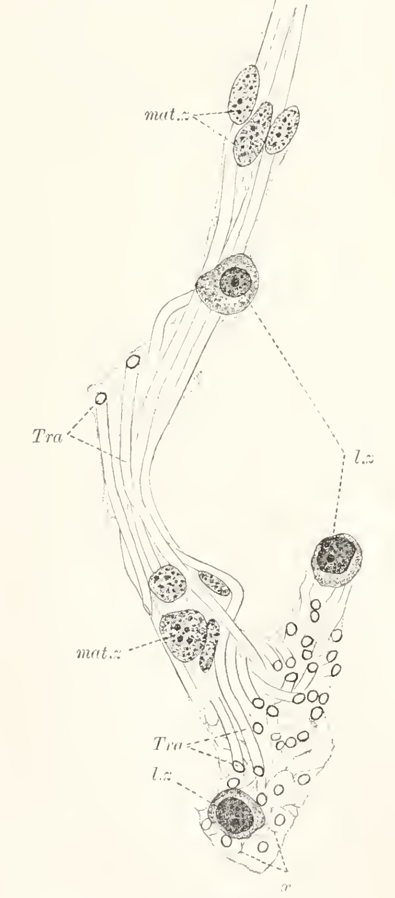


Fig. 217. *Peripatus capensis*, Tracheenkanälchen (*Tra*). *mat.z* Matrixzellen, *l.z* Lymphzellen, *x* Bindegewebe.

Drüsen.

Drüsen, die ins Körperinnere eindringen, kommen vor allem den Arthropoden zu. Erwähnt seien die Bauch- und Beindrüsen von Crustaceen (Fig. 216), die Schleim- und Schenkeldrüsen von *Peripatus*, die Schleimdrüsen von *Astacus* (Kiemen), die Gift- und Spinndrüsen der Spinnen, die Riechstoffe absondernden Drüsen von Insekten etc. Von den Mollusken sind die Byssusdrüsen der Lamellibranchier anzuführen. Phylogenetisch von Hautdrüsen abzuleiten sind die Tracheen der luftatmenden Arthropoden (Tracheaten). Sie stellen lange lufthaltige Gänge mit eigenartiger Limitans, die eine Spiralfaser enthält, dar, teilen sich reichlich auf und laufen am blinden Ende in verzweigte Zellen (Tracheenendzellen) aus, deren Sarc von lufthaltigen Kapillaren, die den intracellulären Sekretkapillaren vieler Drüsenzellen (spez. bei Arthropoden häufig) entsprechen, durchsetzt wird. Die Gänge und Fortsätze der Endzellen umspinnen alle inneren Organe und vermitteln derart die Atmung. Bei *Peripatus* (Fig. 217) fehlt die Spiralfaser und sind die Endzellen (siehe im spez. Teil bei *Hydrophilus* Näheres) unbekannt. Die Gänge münden in die Stigmentaschen und diese durch die Stigmen nach aussen.

Bildungen der Haut im weitesten Sinne sind die Körperanhänge. Sie dienen dem Schutz, der Atmung, der Begattung, der Sinneswahrnehmung, der Ergreifung und Zerkleinerung der Beute, der Lokomotion. Als zum Schutz bestimmt seien angeführt die schalenbildenden Mantelfalten der Mollusken, die Panzerduplikaturen der Arthropoden (z. B. Kiemendeckel der Decapoden). Der Atmung dienen die Hautkiemen, die bei Würmern, Crustaceen, Mollusken und Amphibien verbreitet sind; ferner die Decke des Lungensackes der Pulmonaten, in der sich ein dichtes Gefässnetz ausbreitet. Als Atmungsorgan kann überhaupt die ganze Haut bei geeigneter Ausbildung und Reichtum an Gefässen dienen; vor allem geeignet erscheinen die Tentakeln der Cnidarier, Tentaculaten und Würmer. Zur Begattung finden mancherlei Anhänge des Körpers (äussere Begattungsorgane), zum Teil modifizierte Extremitäten, Verwendung. Die Sinneswahrnehmung wird durch Antennen, Augenstiele, Augen- und Tasttentakeln etc. gefördert. Zur Lokomotion, Ergreifung und Zustrudelung, sowie zur Zerkleinerung der Nahrung finden die oft umfangreichen und zahlreichen Extremitäten und Tentakeln Verwendung.

Anhänge.

Noch zu erwähnen sind Einsenkungen der Haut ins Körperinnere, wie z. B. die Bildung des Atriums (Peribranchialraumes) bei den Tunikaten und Leptocardiern, welches der Atmung dient.

Darm (Intestinum).

Der Darm ist das Organ der Verdauung und Resorption der Nahrung. Neben dieser Hauptfunktion kommen ihm in einzelnen Fällen auch Nebenfunktionen zu, die aber in Beziehung zur Verdauung stehen, nämlich die Funktion der Nahrungszerkleinerung durch Zähne und Chitinbildungen, der Atmung (Lunge, Wasserlungen), der sekretorischen Exkretion (Malpighi'sche Gefässe). Ausnahmsweise vermittelt der Darm die Formveränderung des Körpers (Anthozoen), die Verteidigung (Acontien, Tintenbeutel) und die Stützleistung (Tentakelachsen mariner Polypen, Chorda). Alle diese Funktionen treten aber in den Hintergrund gegen die eingangs erwähnten. Diese Einfachheit der Funktion spiegelt sich im relativ einfachen Bau, verglichen mit dem der Haut. Als wesentlicher Teil erscheint das Epithel, welches die Verdauung und Resorption bewirkt; nur dort, wo die Aufnahme und mechanische Zerkleinerung der Nahrung zum Teil dem Darme selbst zufällt, steigert sich die Bedeutung des umgebenden entopleuralen Gewebes. Im allgemeinen erscheint es nur als Hilfsorgan. Eine Komplikation kommt dagegen dem Darme zu, die der Haut abgeht; das Epithel ist gewöhnlich nicht einheitlichen Ursprungs, sondern wird ausser vom Enteroderm auch von Abkömmlingen des Ektoderms, vom Stomo- und Proktoderm, insgesamt Daeoderm, gebildet. Damit sind meist wichtige funktionelle Unterschiede der einzelnen Darmabschnitte verbunden.

Bei der Besprechung des Darmes ist zunächst zwischen dem epithelialen Verdauungsrohr und dem Darmmuskelschlauch (Entopleura) zu unterscheiden. Weiterhin kommt in Betracht, dass Verdauung und Resorption nur bei wenigen Metazoen, und auch nur in beschränktem Maasse, an die gleichen Zellen geknüpft sind (intracellulare Verdauung), vielmehr fast immer sich auf Drüsenzellen und

Nutrocyten verteilen. Die Sonderung geht in den meisten Fällen soweit, dass beide Zellarten sich auch räumlich von einander trennen und derart neben dem vorwiegend resorbierenden Verdauungsrohre eine mehr oder minder grosse Zahl von Verdauungsdrüsen vorliegen, die zum Teil durch Einsinken in die Leibeshöhle grosse Selbständigkeit gewinnen. Diese selbständigen, meist umfangreichen Drüsen seien als Hauptdrüsen in einem besonderen Abschnitt betrachtet. An einzelne Hauptdrüsen sind die oben erwähnten Nebenfunktionen der Atmung, Exkretion und Verteidigung gebunden.

Verdauungsrohr. Das Verdauungsrohr wird entweder ausschliesslich (meiste Echinodermen, Enteropneusten (?)) vom Enteroderm oder unter Beteiligung ektodermaler Derivate (siehe oben) gebildet. Der vom Enteroderm gebildete Teil ist als Enteron zu unterscheiden; die vom Stomoderm und Proktoderm, insgesamt Daeoderm, gebildeten Teile sind als Stomodaeum und Proktodaeum, insgesamt Daeum, zu bezeichnen. Ist, wie bei vielen Insekten, ein Enteron überhaupt nicht vorhanden, so kann der in mittlerer Lage befindliche, von ektodermalem Epithel gebildete, Teil des Verdauungsrohrs als Mesodaeum bezeichnet werden.

Gewöhnlich repräsentiert das Enteron allein die resorbierende Fläche des Verdauungsrohres, während innerhalb des Stomodaeums die in Zersetzung begriffene Nahrung, im Proktodaeum die Exkremente, nur fortbewegt werden. Doch geht den daeodermalen Teilen, wenigstens in vielen Fällen, das Resorptionsvermögen durchaus nicht ab, wie ja schon aus der Möglichkeit gänzlicher Rückbildung des Enterons bei Insekten erhellt. Die strukturelle Beschaffenheit der Zellen sollte über deren Funktion Auskunft geben; aber gerade in Hinsicht auf das Resorptionsvermögen sind unsere Kenntnisse der benötigten Strukturen sehr mangelhafte (siehe bei Zelle) und wir besitzen ein bestimmtes Urteil nur über gewisse typische Zellformen. So sind sehr wahrscheinlich alle Darmepithelzellen mit Stäbchenbesatz zur Resorption geeignet; Stäbchenzellen fehlen aber z. B. den Anthozoen vollständig. Das vielschichtige Epithel der Säuger in der Mundhöhle und im Oesophagus vermag nicht zu resorbieren; dagegen vermag es das mit dicker Cuticula ausgestattete Epithel gewisser Vorderdarmteile bei Insekten. Wimper- und Geisselzellen sind nachweisbar vielfach zur Resorption befähigt; ob jedoch in allen Fällen, bleibt fraglich.

Das Enteron zeigt eine mannigfaltige Ausbildung. Zunächst ist ein bedeutungsvoller Unterschied bei den beiden Hauptgruppen der Metazoen hervorzuheben. Bei den Pleromaten ist das Enteron durchwegs eine Bildung von einfacher potentieller Veranlagung; bei den Enterocöliern liegen jedoch in dieser Hinsicht wesentliche Differenzen vor. Ein Ueberblick wird das erweisen. Das Enteron der Spongien wird aus isolierten Kammern zusammengesetzt, die unter Vermittlung ektodermaler Räume in Verbindung stehen (siehe weiteres im Abschnitt Architektonik). Auch bei den Ctenophoren ist das Enteron vielgliedrig, aber alle Teile desselben, die sog. Gefässe, fliessen im Trichter zusammen. Aehnliches gilt für die Polycladen mit vielen Darmschenkeln, beschränkter schon für die Tricladen mit drei Darmschenkeln; erst bei den übrigen Würmern wird das Enteron einheitlich. Alle Teile des Enterons haben die gleiche funktionelle Bedeutung; die Bildung der Darmschenkel bei den Plathelminthen erklärt sich

Pleromaten.

befriedigend nur durch den phylogenetischen Nachweis einer polymeren Anlage des Enterons.

Cölenterier.

Bei den Cölenteriern dagegen ist ursprünglich das Enteron ein einheitliches Rohr mit hoch differenzierter Wandung, die uns nötigt, nicht von einem Enteroderm, sondern vom Entoderm, zu reden. Das Organ selbst ist als Cölenteron (Urdarm) zu bezeichnen, da es potentiell das Cölom mit umschliesst. Das Entoderm der Hydroiden ist von reicher potentieller Veranlagung; es entwickelt neben den Funktionen der Resorption und Verdauung auch die Funktionen der Empfindung und Reizleitung, der Kontraktilität und Stützleistung. Die Letztere dokumentiert sich nicht allein in der Abscheidung von Bindesubstanz, sondern auch in der Epithelumbildung zu stützendem Zellgewebe, wie es in den soliden Tentakelachsen und besonders reichlich bei den Tubulariden vorliegt. Die seitlichen Ausstülpungen, die bei den Aktinien auftreten, bereiten die Bildung des Cölothels vor, an welches die letzterwähnten Funktionen bei den Echinodermen teilweis übergehen. Die Stützfunktion wird völlig erst bei dem Auftreten der Chorda abgegeben; bei den Enteropneusten ist sie potentia noch vorhanden, wie die lokalen chordaähnlichen Ausstülpungen erweisen. Weiterhin ist das Auftreten der Kiementaschen bei den Enteropneusten und Chordaten bemerkenswert, wodurch die Entwicklungsmannigfaltigkeit des Enterons noch grösser, als bereits angegeben, erscheint. In den vakuolären Streifen und in der Hypobranchialrinne von *Amphioxus* sind ferner Strukturen ausgedrückt, deren funktionelle Bedeutung uns ganz unbekannt ist. Somit ist der Vergleich des Enterons auch der höheren Enterocölier mit dem der Plerocölier nur in beschränktem Sinne möglich. Doch gebrauchen wir von den Echinodermen an die Bezeichnung Enteroderm für das vom Entoderm ableitbare Darmepithel, da die wichtigste mesodermale Funktion, die der Muskelbildung, dem Enteron nun abgeht.

Die formale Ausbildung des Stomodaeums, weniger des Proktodaeums, ist oft eine mannigfaltige. Beide bilden, wo sie überhaupt vorkommen, Röhren verschiedener Weite, die einerseits durch Mund und After nach aussen münden, andererseits in das Enteron übergehen. Ueber Radula und Zähne siehe weiter unten.

Darmmuskelschlauch (Entopleura). Eine der Cutis, bez. dem Corium, vergleichbare Bildung fehlt am Darm, ausgenommen an der Mundhöhle bei den Vertebraten, vollständig. Selbst eine Grenzlamelle ist nicht immer nachweisbar. Die Entopleura zeigt bei den verschiedenen Tiergruppen und dem Ort nach mannigfaltige Differenzen. Bei den Spongien ist sie überhaupt nicht ausgebildet, bei den Ctenophoren nur als zarte, dicht angelagerte (subepithelial gelegene) Muskellage entwickelt, die jedoch vielfach fehlt. Bei den Nematoden fehlt am Enteron Muskulatur vollständig; bei den übrigen niederen Würmern, auch bei vielen höheren, und bei Mollusken ist sie hier nur zart entwickelt. Starke Differenzierung zeigt die Entopleura allgemein nur am Stomodaeum (Pharynx, Schlundkopf) ferner am Enteron bei vielen Arthropoden (Fig. 218 und 219) und bei den Vertebraten (siehe im spez. Teil). Sie besteht hier aus Ring- und Längsmuskulatur und selbständigen Bindegewebslagen. Bei den Vertebraten unterscheidet man eine gefässreiche, vom Bindegewebe gebildete Innenlage (Tunica propria), die mit dem Epithel zusammen die Schleimhaut (Mucosa) darstellt; ferner eine straffere Bindegewebslage (Submucosa) und die Muskel-

lage (Muscularis). Eine besondere, schwache Muscularis Mucosae kommt meist vor. Nicht zum Darm zu rechnen ist das Peritoneum (Serosa, Faserhaut), dessen Bedeutung in seiner Beziehung zur Leibeshöhle liegt (siehe im Kapitel Cölom etc.)

Darmabschnitte.

Der Darm gliedert sich funktionell meist scharf in einen Vorder-,



Fig. 218. *Astacus fluviatilis*, Stück eines Enddarmquerschnitts. *Au*, *J* Aussen- und Innenlage der Cuticula, *e.z* Epithelzellen, *Lac* Lacune, *m.f* radiäre Muskelfaserenden, *Lä.* und *Rg.M* Längs- und Ringmuskulatur, *N* Nerv, *1*, *2* und *3* LEYDIG'sche Zellen erster, zweiter und dritter Ordnung, *Art* Arterie, *Int* Intima, *Gr.L* Grenzlamelle.

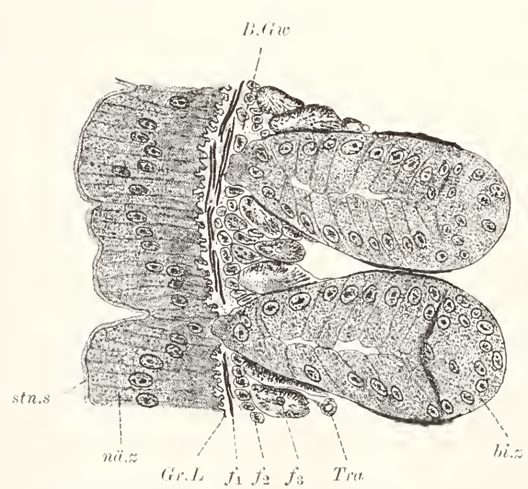


Fig. 219. *Hydrophilus piceus*, Stück eines Dünndarmlängsschnitts. *stn.s* Stäbchensaum, *nä.z* Nährzellen, *Gr.L* Grenzlamelle, *Tra* Trachee, *B.Gw* Bindegewebe, *bi.z* Bildungszellen, f_1, f_2, f_3 verästelte, innere und äussere Muskelfasern.

Mittel- und Enddarm, welche Abschnitte bei Enterocöliern sämtlich zum Enteron gehören können. Am Vorderdarm (Oesophagus, Schlund) differenziert sich bei den meisten Pleromaten ein stark muskulöser Pharynx (Schlundkopf), dessen Epithel bei den Mollusken die kalkige Radula und chitinige Zähne, letztere auch bei Würmern, liefert. Vom Pharynx der Turbellarien leitet sich der Nemertinenrüssel ab. Auch der muskulöse, mit Chitinleisten versehene Magen, bez. Kaumagen, der Arthropoden gehört dem Vorderdarm an. Bei den Enterocöliern bildet der Vorderdarm die Kiemen- und Schlundspalten, deren Bindegewebe durch die

Kiemenstäbe, bez. -knorpel, verstärkt wird. Der vorderste Teil (Mundhöhle) ist bei den Vertebraten mit Zähnen ausgestattet, bei deren Entstehung das Bindegewebe Cement und Dentin, das Epithel den Schmelz liefert; hier findet sich auch die muskulöse Zunge mit eingelagerten Zungendrüsen.

Der Mitteldarm ist im ganzen eintönig gebaut und oft durch eine längs verlaufende Innenfalte (Typhlosolis) ausgezeichnet. Er gliedert sich bei den Vertebraten in Magen und Dünndarm, die beide durch entsprechend benannte tubulöse Drüsen, die in der Propria liegen, ausgezeichnet sind. Der Enddarm zeigt keine bemerkenswerte Gliederung. Bei den Vertebraten entwickelt er die Enddarmdrüsen; auch den Dekapoden kommen am Enddarm Drüsen in der Schleimhaut zu.

Am Darme ist in vielen Fällen (Würmer, Mollusken, Arthropoden, Vertebraten) ein Nervenplexus (Fig. 220) innerhalb der Muskulatur nachgewiesen, der mit den Centren in Verbindung steht. Bei den

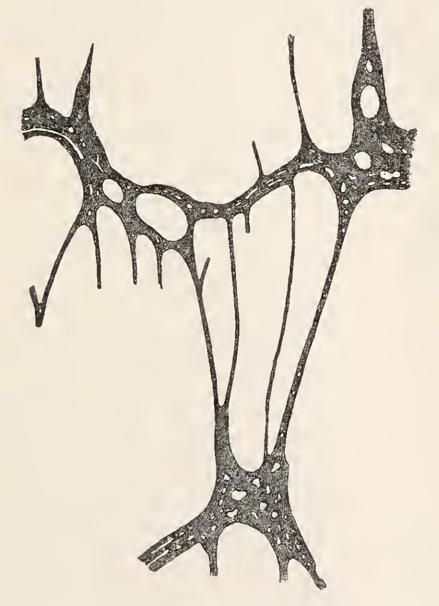


Fig. 220. *Homo* (Kind), AUERBACH'scher Nervenplexus vom Dünndarm. Nach v. EBNER.

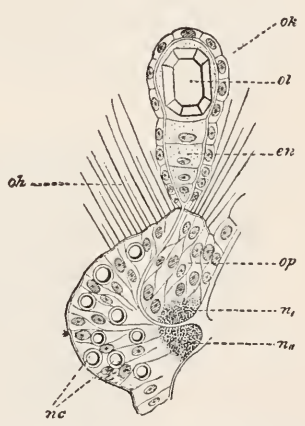


Fig. 221. Schnitt durch den Schirmrand und ein daran sitzendes Hörkölbchen von *Cunarcha aeginoides* (nach HAECKEL). *ok* Hörkölbchen, *ol* Otolith, *en* endodermale Tentakelachse, *oh* Hörhärchen, *op* Hörpolster, *nc* Nesselkapseln, *n, n,,* Durchschnitt des inneren und äusseren Ringnerven. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

Vertebraten gehört er dem bei der Haut besprochenen sympathischen Nervensystem an, doch kommen daneben auch Ausbreitungen sensibler Nerven vor. Sinnesorgane sind dem Darme nicht fremd, kommen vielmehr gerade dem vordersten Abschnitt (Mundhöhle der Vertebraten) als knospenförmige Geschmacksorgane in reichlicher Menge zu. Erwähnt sei, dass auch das Enteron der acraspeden Medusen sich an der Bildung von Gehörorganen (Fig. 221) unter Lieferung der Otolithen in rudimentären Tentakeln beteiligt. Ferner zeigt sowohl der Urdarm mancher Cnidarier, wie auch das Enteron der Ctenophoren, Ausmündungen nach aussen, die als Exkretionsporen funktionieren.

Dass vielfach der Darm in geringem Maasse exkretorische Funktion besitzt, erweist sich im Auftreten von Exkretkörnern in den Epithelzellen (siehe bei Zelle) und im Ausstossen beladener Lymphzellen ins Darmlumen.

Drüsen. Die hier zu erwähnenden, umfangreichen Drüsen kommen allen drei Darmregionen zu. Am allgemeinsten verbreitet sind sie am Mitteldarm. Hier findet sich vor allem die Leber, die bei Crustaceen, Spinnen, Mollusken und Vertebraten eine Hauptrolle spielt und insofern von besonderer Wichtigkeit ist, als sie nicht allein verschiedene Fermente bildet, sondern auch Reservenahrungsstoffe (Fett, Glycogen) aufspeichert und Exkretstoffe absondert. Immer ist sie tubulös gebaut und bei den Vertebraten durch sehr enges und verzweigtes Lumen der Tubuli ausgezeichnet. Das spezifische Lebersekret stellt bei den Vertebraten den Gallenfarbstoff vor, der sich in einer Aussackung des Ausführ-(Gallen-)ganges (Gallenblase) anhäuft. Den Crustaceen kommt ausserdem am Mitteldarm die sogenannte Mitteldarmdrüse, den Vertebraten die Bauchspeicheldrüse (Pankreas) zu. In Hinsicht auf die Fermentbildung ist das Pankreas die wichtigste Verdauungsdrüse der Vertebraten; es erweist sich auch von Wichtigkeit auf die chemische Zusammensetzung des Blutes (Zuckergehalt).

Der Vorderdarm liefert die Speicheldrüsen, welche vor allem bei Arthropoden, Mollusken (Zuckerdrüse von *Chiton* u. a.) und Vertebraten vorkommen. Die Vertebraten sind ferner durch eine lufthaltige Ausstülpung des Vorderdarms ausgezeichnet, welche bei den Fischen als Schwimmblase, bei den Tetrapoden als Lunge funktioniert und hier allmählich die Form einer verzweigten acinösen Drüse (Fig. 222) annimmt. An der Mündungsstelle in den Darm kommt der Kehlkopf zur Ausbildung. In eigenartiger Beziehung zum Cirkulationssystem stehen die vom Kiemendarm ableitbaren Thyreoidea (Schilddrüse) und Thymus.

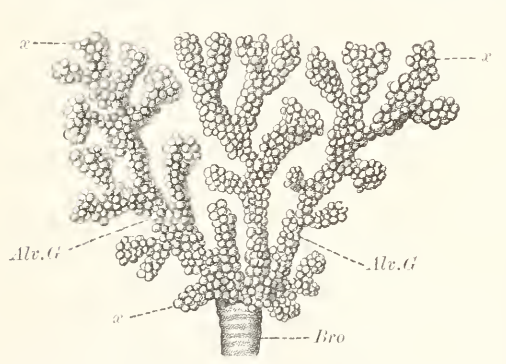


Fig. 222. *Cercopithecus*, mit Quecksilber gefülltes Alveolengangsystem vom Lungenrande. Nach F. E. Schulze 1871, aus v. Ebner. *Bro* Bronchiolus, *Alv.G* Alveolengänge, *x* Enden derselben.

Am Enddarm kommen bei den Holothurien, Cephalopoden und Insekten schlauchförmige Ausstülpungen vor, die für die Verdauung ohne Bedeutung sind. Die sog. Wasserlungen der Holothurien funktionieren als Kiemen, während die benachbarten sog. Cuvier'schen Organe wahrscheinlich Verteidigungsorgane sind. Im letzteren Sinne funktioniert der Tintenbeutel der Cephalopoden, der ein dunkles Sekret absondert, das mit Heftigkeit ausgestossen werden kann. Von besonderem Interesse sind die am Enddarm der Tracheaten entspringenden Malpighi'schen Kanäle, welche als Niere (siehe im folgenden Kapitel) funktionieren und derart einen Ersatz für die fehlenden, aber noch den Protracheaten und Crustaceen zukommenden, Nephridien bilden. Das Epithel derselben secerniert Exkretstoffe von

alkalischer Reaktion. Die Pleura der Kanäle besteht aus einer zarten Grenzlamelle und sehr schwacher Muskulatur.

Niere (Nephros, Nephridium).

Die Niere ist ausschliesslich Organ der exkretorischen Sekretion. Sie unterscheidet sich hierdurch scharf von anderen Exkretionsorganen, die lokal vom Cölothel entwickelt werden, welche zwar Exkretstoffe aufhäufen, aber nicht abgeben (sog. Speichernieren, siehe bei Cölom). Gewöhnlich ist die Niere ein mesodermales Organ und nur auf ein solches passt die Bezeichnung Nephros oder Nephridium; bei den Tracheaten jedoch übernimmt das Verdauungsrohr die Bildung der Niere (Malpighi'sche Kanäle), während Nephridien ganz fehlen. Ueber die Malpighi'schen Kanäle siehe bei Darm; an der eigentlichen Niere sind folgende Abschnitte zu unterscheiden: der Nierenkanal mit oder ohne innere Oeffnung (Nephrostom), der Ausführungsgang (Nephroduct) mit äusserer Oeffnung (Nephroporus) und die Nephropleura. Bei den Crustaceen und Protracheaten kommt noch ein Cölarteil (Nephrocöl), das sog. Endbläschen, hinzu, an welchem der Kanal mit dem Nephrostom beginnt.

Kanaltypen.

Nierenkanal. Der Nierenkanal repräsentiert das secernierende Epithel und gliedert sich in mehrere Abschnitte. Im wesentlichen

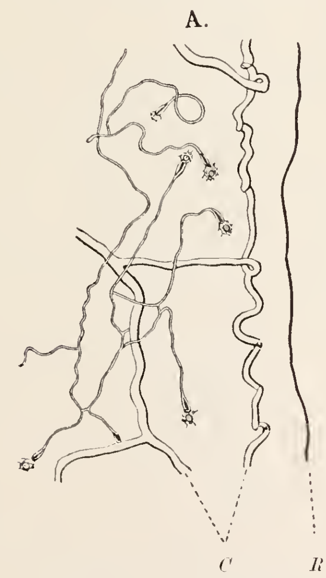


Fig. 223. Bau des Protonephridiums. Ein kleiner Teil des Exkretionsapparates einer Taenie, nach Pintner. *R* Rand des Körpers, *C* grössere Sammelkanäle, in welche die kapillaren Kanäle einmünden. Aus dem Lehrbuch von Hatschek.

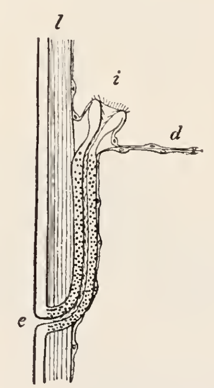


Fig. 224. Metanephridium (Segmentalorgan) in seinem Lageverhältnisse zur Leibeswand bei Anneliden (schematisch). Innerhalb der Leibeswand liegendes Organ. *l* Leibeswand, aus Epithelschicht, Muskelschicht und Peritonealschicht gebildet; zwischen letzteren Schichten liegt das Exkretionsorgan, *i* dessen Trichteröffnung, *e* äussere Oeffnung, *d* Disseppiment, welches die Höhlen der aufeinanderfolgenden Körpersegmente von einander scheidet. Aus dem Lehrbuch von Hatschek.

sind drei Kanaltypen zu unterscheiden. Der erste Typus kommt den niederen Würmern, einigen Anneliden und allgemein den trochophoraartigen Larven der Zygoneuren zu (sog. Protonephridium Fig. 223);

er ist ausgezeichnet durch Mangel eines Nephrostoms und durch Anwesenheit von Solenocyten und bildet gewöhnlich einfache paarige Organe, ohne segmentale Wiederholung. Der zweite Typus (sog. Metanephridium Fig. 224) findet sich bei den höheren Würmern, Mollusken, Crustaceen und Protracheaten. Jeder Kanal stellt hier eine Verbindung des Cöloms mit der Aussenwelt vor, besitzt also stets ein Nephrostom; Solenocyten fehlen. Ausser bei den Mollusken und Crustaceen sind zahlreiche, segmental sich wiederholende Kanäle (Segmentalorgane) vorhanden. Den dritten Typus zeigen die Vertebraten (sog. Nephros, Fig. 225). Er ist durch auffällige und charakteristische Beziehung zum Blutgefässsystem (MALPIGHI'sche Körperchen), meist durch den Besitz von Nephrostomen und durch segmentale, allerdings oft verwischte, Wiederholung ausgezeichnet.

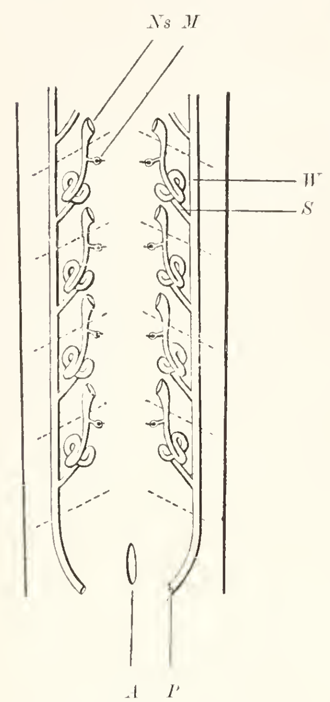


Fig. 225. Schematische Darstellung der Urnieren eines Wirbeltieres. Die punktierten Linien bedeuten die Grenzen der Muskelsegmente des Körpers. *A* primäre Afteröffnung, *W* WOLFF'sche Gänge, *P* Mündung derselben, *S* Segmentalröhren (Segmentalkanälchen), *Ns* Nephrostom. *M* MALPIGHIsches Körperchen. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

Eine scharfe Abgrenzung dieser Typen ist nicht möglich. Das paarige Protonephridium bildet für die Pleromaten den Ausgang der Nierenentwicklung und erscheint vorwiegend an das sekundäre Plerom (niedere Würmer) geknüpft, in dem sich die lang gestreckten, gewunden verlaufenden und oft anastomosierenden Kanälchen der Solenocyten verbreiten. Die höheren Würmer entbehren meist der Solenocyten; wo sie vorkommen (manche Anneliden) sind doch die Kanäle in segmentaler Wiederholung vorhanden. Das Nephrostom zeigt verschiedenartige Ausbildung. In den einfachen Fällen bedeutet es eine unscheinbare Oeffnung in der Wand des Cöloms; in anderen Fällen ist dagegen ein sog. Trichter, eine umfangreiche Wimperfalte (Oberlippe, Fig. 226 *Lumbricus*) vorhanden. Der Trichter erscheint als selbständige Bildung des Cöloths, die sich dem Nephrostom zugliedert oder fehlt oder selbständig bleibt. Letzteres ist z. B. bei den Hirudineen der Fall, wo der Trichter in einem gesonderten Cölomteil (perinephrostomialer Sinus) liegt, in den das Nephridium durch oft schwer nachweisbare Stomen einmündet. Da als wichtigstes Merkmal des Metanephridiums die Verbindung des Nierenkanals mit der Leibeshöhle anzusehen ist, so muss das Nephridium der Nematoden, obgleich es der Solenocyten entbehrt, als Protonephridium angesehen werden. In eigenartiger Weise kompliziert erscheint das Metanephridium der Crustaceen und Protracheaten (Fig. 227), da das sog. Endsäckchen als direkt angegliederter, selbständiger Cölarraum (Nephrocöl) aufzufassen ist.

Das Nephros der Vertebraten setzt sich aus segmental oder wenig

regelmässig geordneten Nierenkanälen zusammen, an denen ein Nephrostom, das allerdings oft fehlt, eine seitliche dünnwandige Ausstülpung (Bowmannsche Kapsel), in die ein Blutgefässknäuel (Glomerulus) sich einsenkt, und der eigentliche Kanal zu unterscheiden sind. Das Nephros dehnt sich bei den niederen Vertebraten über die gesamte Cölomregion des Körpers aus (Urniere, Mesonephros), wobei ein vorderer, vor allem larval funktionierender Teil als Pronephros (Vorniere) unterschieden wird. Die sog. definitive Niere (Metanephros) der Amnioten, welche immer der Nephrostomen entbehrt, entsteht von der larval angelegten Urniere aus, die zurückgebildet wird. Die Nierenkanäle sind hier zu einer dichten Masse zusammengedrängt und lassen jede Spur einer segmentalen Anordnung vermissen.

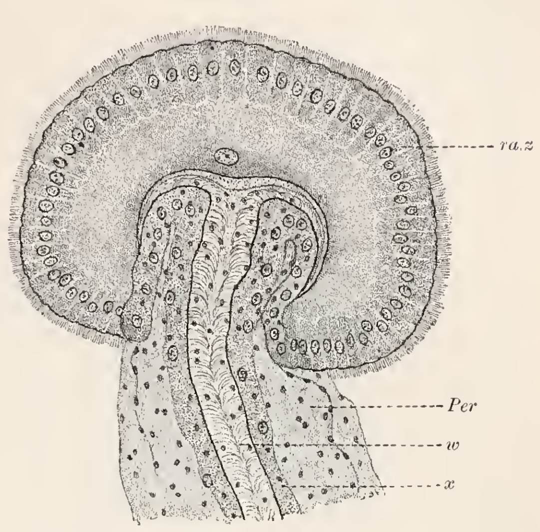


Fig. 226. *Eisenia* (*Lumbricus*) *rosea*, Nierentrichter. *ra.z* Randzellen der Oberlippe (die Mittelzelle ist nicht bezeichnet), *x* Zellen des Anfangskanals, *w* Wimpern, *Per* Peritoneum.

Bei den Nierenkanälchen des *Amphioxus* (Fig. 228) tritt zwar die Beziehung zum Blutgefässsystem durch Glomerulusbildung des letzteren in der unmittelbaren Nachbarschaft hervor, doch fehlen echte Malpighi'sche Körperchen.

Völlig vermisst werden spezifische Nierenkanäle bei Spongien, Ctenophoren und bei allen Cölenteriern, ausser den Euchordaten und den in ihrer systematischen Stellung noch umstrittenen Phoronidiern und Brachiopoden. Bei diesen zeigen die paarigen Kanäle den Typus des Metanephridiums mit Nephrostom.

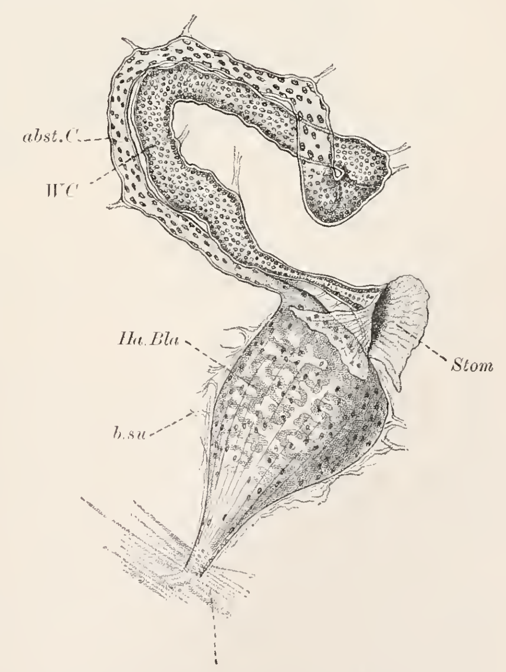


Fig. 227. *Peripatus capensis*. Nephridium, nach Gaffron. *Stom* Stoma, das in das Endbläschen mündet, *WC* Wimperkanal, *abst.C* absteigender Kanal, *Ha.Bla* Harnblase, *b.su* Bindesubstanz.

Nephroduct. Die Abgrenzung eines Ausführungsganges ist bei den Proto- und Metanephridien nicht leicht. Der Nephroduct umfasst die gewöhnlich vorhandene Harnblase (Sammelblase) und den anschliessenden Endgang. In manchen Fällen hat auch die Harnblase sekretorische Funktion und ist dann zum Kanal zu rechnen. Bei den Vertebraten stehen die paarigen Ausführungsgänge zu sämtlichen Nierenkanälen in Beziehung und haben bedeutende Länge (WOLFF'sche Gänge der Urnieren, Ureteren der definitiven Nieren). Die Harnblase ist hier eine Ausstülpung der Cloake.

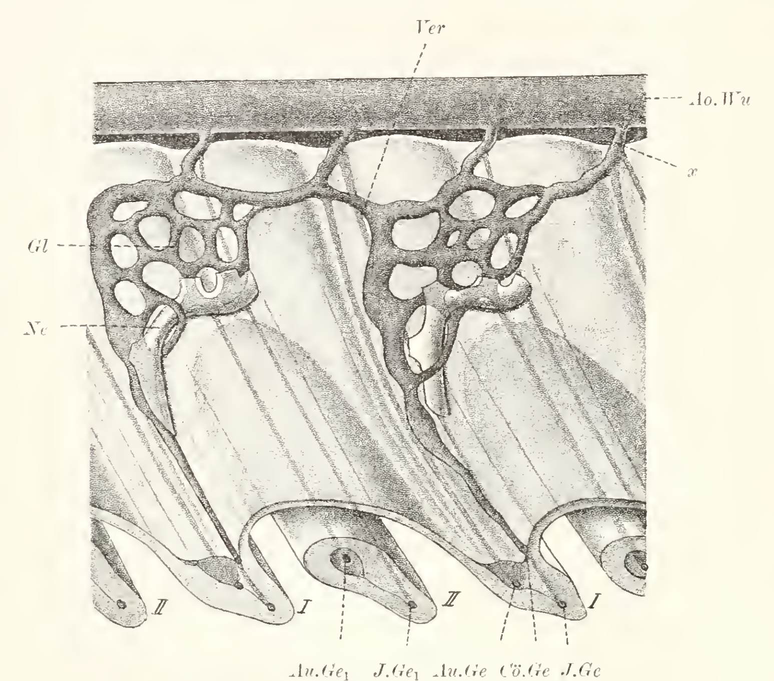


Fig. 228. *Amphioxus lanceolatus*, Gefässsystem der Kiemenbogen und Nierenkanäle. *Ne* Nierenkanal, mit vier Stomen, *I* Hauptbogen, *II* Zungenbogen, *J.*, *Cö.*, *Au.Ge* Innen-, Cölom-, Aussengefäss eines Hauptbogens. *J.*, *Au.Ge*$_1$ Innen-, Aussengefäss eines Zungenbogens, *Gl* Glomerulus, *Ver* Verbindung der Aortenbogen, *x* vereinigte Bogengefässe. Nach BOVERI.

des ektodermalen Schlussstückes des Enddarms, in welche die Ausführgänge einmünden und tritt zu diesen erst spät in enge Beziehung. Fast allen Säugern fehlt eine Cloake und die Niere mündet selbständig aus. Die WOLFF'schen Gänge funktionieren auch als Ausführgänge der Geschlechtsorgane, unter Abspaltung des MÜLLER'schen Ganges für das weibliche Geschlecht. Das am Letzteren erhaltene weite Nephrostom (Tuba) ist als Rest der larvalen Vorniere anzusehen.

Nephropleura. Eine besondere Nephropleura kommt vor allem den Vertebraten zu, deren reich aufgeknäuelte Kanäle im Bindegewebe verpackt sind. Bei den Avertebraten findet sich an den Kanälen meist nur eine zarte Grenzlamelle; Muskulatur kommt allein den Harnblasen zu. Die Nierenkanäle werden reich von Gefässen umsponnen, welche ihnen Exkretstoffe zuführen. Innervierungen des Nierenepithels sind nicht mit Sicherheit festgestellt.

Geschlechtsorgan (Gonade).

Funktion der Gonade ist die Bildung der Geschlechtszellen. Wir haben an einer Gonade gewöhnlich zu unterscheiden: die Bildungsstätte der Geschlechtszellen (Propagationsherd, eigentliche Gonade), den Ausführungsgang (Genitalgang, Gonodukt) und das umgebende Bindegewebe nebst Muskulatur (Gonopleura). Ein spezifischer Gonodukt kann fehlen, gleichfalls eine Gonopleura; die Propagationsherde sind oft eingelagert in cölare Räume (Gonocöls), die selbständig auftreten oder mit dem Cölom vereinigt sind (siehe weiteres auch bei Cölom).

Gonade. Die eigentliche Gonade ist in den einfachsten Fällen eine Summe verstreuter oder lokal sich ansammelnder, aber an vielen Punkten entstehender, Propagationszellen. Der erstere Fall liegt bei den Spongien, der zweite bei den Hydroiden vor; wir reden im ersteren von einer diffusen, im zweiten von einer diffus entstehenden Gonade. Bei beiden ist weder von Gonodukten, noch von Gonopleuren die Rede; diese fehlen auch noch den Anthozoen und Ctenophoren, mit Ausnahme von *Ctenoplana* (siehe bei Architektonik weiteres), welche sich im Uebrigen in Bezug auf die Gonaden durch Lokalisation der Keimzellen unterscheiden. Bei den Anthozoen, wenigstens bei *Anemonia*, leiten sich die wandernden Urgenitalzellen von epithelial an den Bildungsstreifen der Mesenterialwülste gelegenen (Fig. 229) Keimzellen ab. Bei den Ctenophoren sind Wanderungen der Keimzellen nicht nachgewiesen; als Keimzellen (Fig. 230) überhaupt zu deuten

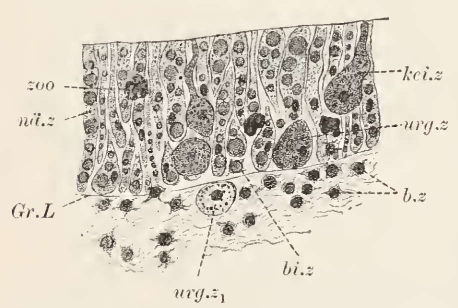


Fig. 229. *Anemonia sulcata*, Stück eines Keimstreifens von den Mesenterialwülsten. *nä.z* Nährzelle, *zoo* Zooxanthelle, *kei.z* Keimzelle, *urg.z* Urgenitalzelle, *urg.z*$_1$ desgl., in Grenzlamelle, *Gr.L* Grenzschicht der Lamelle, *bi.z* Bildungszelle, *b.z* Bindezelle.

Fig. 230. *Beroë ovata*, Stück vom lateralen Epithel einer Rippenröhre; der Pfeil deutet die ans Röhrenlumen grenzende Fläche des Enteroderms an. *ke* Kern der Nährzellen, *v* Vakuolen derselben, *urg.z* Urgenitalzellen, zwischen den Nährzellen basal gelegen, *Gr.L* Grenzlamelle, *m f* Muskelfaser, *en* Enchym.

sind kleine Zellen, die dem Enteroderm der Rippengefässe eingelagert sind, sehr wahrscheinlich aber dem Mesoderm entstammen, und sich an Ort und Stelle zu den Geschlechtszellen differenzieren. Die Differenz in den Lagebeziehungen der Keimzellen zu den Gonaden bezeichnet einen wesentlichen Unterschied zwischen den Gonaden der Pleromaten und Cölenterier. Bei den ersteren sind die Keimzellen den Gonaden eingelagert (Pleromatengonade), bei den letzteren sind sie von ihnen gesondert und die Urgenitalzellen führen eine,

Pleromaten-, Cölenterier-gonade.

wenn auch oft kurze, Wanderung aus (Cölenteriergonade). Während bei allen Pleromaten die Verhältnisse in der skizzierten Weise liegen, sind sie bei manchen Cölenteriern vom Schema abweichend (siehe unten) und nähern sich denen der Pleromaten.

Die Auswanderung der Keimzellen aus einem mehr oder weniger scharf gesonderten Keimepithel ist unter den Enterocöliern nachgewiesen für die Anthozoen, Echinodermen (siehe im spez. Teil bei Crinoiden) und bei den Euchordaten. In beiden letzteren Fällen gehört das Keimepithel zum Cölothel. Die Auswanderung der sich zu Urgenitalzellen differenzierenden Keimzellen (siehe bei Propagocyte im Kapitel Cytologie) erfolgt dauernd bei Anthozoen und Echinodermen (ob immer?), dagegen bloss embryonal bei den Euchordaten. Bei den Tunikaten und Enteropneusten werden die Urgenitalzellen von verstreut liegenden Mesodermzellen abgeleitet; da zugleich das Cölom sekundär, durch Auflösung des Cölothels, unterdrückt ist, so ist die Zurückführung der Urgenitalzellen auf Zellen des embryonal angelegten Cölothels, bei den Tunikaten auf die vorderen Mesodermstreifen, die einem Cölothel homolog sind, nicht unwahrscheinlich. Sehr zeitig treten bei den Chätognathen die Keimzellen hervor; sie gehören hier dem Urdarmepithel der Gastrula an und ihre Abkömmlinge liegen später in gesonderten Gonaden. Von den Tentakulaten ist kein gesondertes Keimepithel bekannt.

Während bei den Echinodermen die Wanderung der Keimzellen bis zur Gonade eine weite ist, sinken die Keimzellen bei den Euchordaten einfach in das unterliegende Bindegewebe, das zur Gonopleura wird, ein. Die Gonade entwickelt sich gegen die Leibeshöhle hin, unter Vorstülpung des überkleidenden Endothels, und hängt in diese hinein in mannigfacher Form, als kompakte Masse (Euchordaten) oder als Büschel- bez. Traubengonade (Echinodermen, Bryozoen etc.). Bei den Crinoiden füllt sie die Leibeshöhle der Pinnulae aus. Die Zahl der Gonaden ist manchmal eine grosse (*Amphioxus*, Enteropneusten).

Bei den Zygoneuren bilden die Keimepithelien die Wand von Schläuchen oder Bläschen (Plathelminthen, Mollusken) oder partizipieren wenigstens an der Bildung solcher (Nematoden, Arthropoden). Alle diese Räume sind als Cölarräume aufzufassen und speziell als Gonocöls zu bezeichnen (siehe bei Cölom). Bei den Anneliden enthält das Cölom selbst den Propagationsherd, indem die Genitalzellen lokal oder an beliebigen Punkten aus dem Cölothel, das also den Charakter eines Keimepithels annehmen kann, hervorgehen. Die reifenden Geschlechtszellen fallen direkt in das Cölom oder hängen einzeln, von einem Follikel umgeben (*Chiton*) oder zu grösseren Massen, als Zapfen, Trauben etc., die vom peritonealen Endothel eingehüllt sind, vereinigt, in das Cölom vor. Letztere Formen der Gonaden stimmen mit denen bei den Tentakulaten und *Sagitta* (siehe oben) überein.

Geschlecht. Die Gonaden eines Individuums entwickeln entweder nur weibliche oder männliche Geschlechtszellen oder beide zugleich; sie bestimmen dadurch das Geschlecht der Individuen, die entweder Weibchen (♀), Männchen (♂) oder Hermaphroditen (☿) sind. Die Gonaden der ♀ heissen Ovarien, die der ♂ Hoden. Bei den Zwittern sind entweder Ovarien und Hoden getrennt (Ctenophoren, Turbellarien, Hirudineen z. B.), oder zu Zwitterdrüsen vereinigt (z. B. Gastropoden). Bei den Plathelminthen sind neben den eigentlichen Ovarien meist gesonderte Dotterstöcke vorhanden, die aus der gleichen Anlage

hervorgehen. Wir sehen hier die bei anderen nebeneinander im Ovarium vorkommenden Eizellen und Dotterzellen auf selbständige Organe verteilt.

Gonodukt. Bei den Pleromaten fallen die reifen Geschlechtsprodukte entweder ins Enteron (Spongien, Ctenophoren) oder ins Cölom (Anneliden) oder gelangen aus den Gonocöls (niedere Würmer, Arthropoden, meiste Mollusken) durch spezifische Ausführungsgänge nach aussen. Aus dem Cölom werden sie entweder durch Ruptur des Ektosoma (*Polygordius*) oder durch Gonodukte, die bei der Geschlechtsreife auftreten und dann wieder verschwinden (Polychäten) oder die konstant sind (Oligochäten, Amphineuren), in manchen Fällen durch die Nephridien entleert. Bei den Cölenteriern sind meist besondere Gonodukte, niemals aber solche, die zum Cölom in Beziehung stehen, vorhanden. In den Fällen, wo die reifen Geschlechtszellen ins Cölom fallen, übernehmen die Nephridien (viele Tentakulaten, Chätognathen (?)) die Beförderung nach aussen.

Lokale Erweiterungen der Gonodukte (Spermo- und Ovodukte) funktionieren im männlichen Geschlechte als Vesiculae seminales (Samenblasen), im weiblichen Geschlechte als Receptacula seminis für die bei der Begattung eingeführten Spermien und als Uteri, in denen sich die Entwicklung der befruchteten Eier bis zu sehr verschiedenem Differenzierungsgrade abspielt. Vielfach ist das Epithel der Ovodukte drüsig entwickelt (Schalendrüsen) und liefert dicke, oft kalkig erhärtete, Schalen für die befruchteten Eier, welche in ihnen einen grossen Teil der Entwicklung durchlaufen. Auch den Spermodukten kommen Drüsen zu (Prostata etc.).

Gonopleura. Die bindige und muskulöse Umhüllung der Gonaden und Gonodukte gewinnt nur an letzteren höhere Differenzierung bei Ausbildung der inneren Begattungsorgane (z. B. Cirrhus, Cirrhusbeutel der Plathelminthen, Mollusken, Hirudineen), der gefässreichen Uteruswand (z. B. *Peripatus*, Säuger) und anderer, weniger bemerkenswerter Bildungen, auf die hier nicht eingegangen werden kann.

Leibeshöhle, Cölom, Gefässe, (sekundäres Plerom).

Alle vier hier zusammengefassten Organsysteme stehen phylogenetisch in Abhängigkeit von einander. Leibeshöhle, Cölom und Gefässe treten bei den Pleromaten im sekundären Plerom auf, das durch sie zum Schwund gebracht wird. Der phyletische Entwicklungsgang der Pleromaten zeigt uns als Ausgangspunkt das kompakte primäre Plerom (Spongien, Ctenophoren), aus dem sich die verschiedenen Pleuren herausdifferenzieren, während ein mittlerer, selbständiger, mehr oder weniger umfangreicher, Rest als sekundäres Plerom bleibt (Plathelminthen). Beim Auftreten der Leibeshöhle und der Gefässe verschwindet das Plerom; bei den Nemertinen finden wir alle drei Bildungen neben einander; für viele Hirudineen gilt im wesentlichen das Gleiche, wenn auch hier Leibeshöhle und Gefässe weit reicher differenziert sind. Den Anneliden und Arthropoden fehlt ein Plerom völlig, während zugleich die Leibeshöhle, und bei den Anneliden auch die Gefässe, ihre stärkste Ausbildung gewinnen. Den Mollusken geht zwar ein selbständiges Plerom ab, doch ist, infolge der starken Entwicklung von Mesopleura und Darm, die Leibeshöhle minder umfangreich.

Bei den Cölenteriern fehlt ein Plerom vollständig und die Leibes-

höhle entsteht durch Abfaltung vom Coelenteron (Urdarm) aus, während die Gefässe sich selbständig im Mesoderm, vielleicht in manchen Fällen auch durch Zellauswanderung aus dem Entoderm, anlegen. Würden sich die letzteren Befunde bestätigen (Vertebraten), so wäre auch das Gefässlumen auf das Coelenteron zurückzuführen und derart auch in Hinsicht auf die Genese des Gefässsystems ein fundamentaler Unterschied zwischen den Pleromaten und Cölenteriern gegeben.

Funktion. Die funktionelle Bedeutung der Leibeshöhle ist eine vielseitige. Zunächst dient die Leibeshöhle der Ausbreitung von Lymphe, da die immer in ihr enthaltene Flüssigkeit im wesentlichen mit der in den Gefässen cirkulierenden Lymphe identisch ist oder zum mindesten nachweislich Nährstoffe enthält, die Leibeshöhle ausserdem mit dem Gefässsystem spärliche oder reichliche Zusammenhänge aufweist. Die Trennung von Leibeshöhle und Gefässsystem würde daher, ausser in Rücksicht auf schnellere Cirkulation der Lymphe in engen Gefässen, befremden, wenn nicht noch andere Funktionen an die Leibeshöhle gebunden wären. Unter diesen kommt zunächst in Betracht die Bildung der Gonade, welche (siehe bei Gonade) vielfach direkt ihren Ursprung aus dem Cölothel nimmt (Keimepithel der Enterocölier, der Anneliden). Indessen bildet in fast all diesen Fällen das Keimepithel nur einen sehr geringen Teil des Cölothels und dieser Teil kann sich selbständig verhalten und von dem der Leibeshöhle sondern (Arthropoden, Hirudineen, Mollusken). Ferner zeigt die Leibeshöhle exkretorische Funktion, entsprechend der Differenzierung bestimmter Teile des Cölothels zu Speichernieren (siehe bei Niere), entsprechend der Pfortenbildung bei manchen Enterocöliern (vor allem Echinodermen und Enteropneusten) und der Anwesenheit der Dorsalporen bei den Oligochäten. Jedoch kommen auch hinsichtlich der Exkretion nur beschränkte Abschnitte des Cölothels in Betracht (Chloragogengewebe der Oligochäten, Perikarddrüsen der Mollusken, Achsenorgan der Echinodermen); bei den Crustaceen und Protracheaten hat sich ein gesonderter Cölarraum als Nephrocöl direkt den Nephridien zugegliedert. Propagatorische und exkretorische Funktion würden auch nur die Ausbildung des Cöloms (sekundäre Leibeshöhle), das mit dem Cölothel ausgekleidet ist, erklären, während die primäre, endothellose Leibeshöhle hierbei gar nicht in Betracht käme. Noch zu erwähnen wäre die muskelbildende, also lokomotorische Funktion der Leibeshöhle, die in der Entwicklung der gesamten, oder eines Teils der Muskulatur aus dem Cölothel gegeben ist. Aber auch hier gilt der gleiche Einwurf, dass nur Teile des Cölothels in entsprechender Hinsicht in Betracht kommen. Die Ausbildung des Cölothels eines Anneliden wird in keiner Weise erschöpfend erklärt durch Ausübung propagatorischer, exkretorischer und lokomotorischer Funktion, ganz abgesehen von der primären Leibeshöhle, die in gar keiner Beziehung zur Muskelbildung steht und bei den Arthropoden so bedeutende Ausbildung gewinnt. Da ausserdem die Muskulatur vor dem phylogenetisch ersten Auftreten des Cöloms (niedere Würmer) selbständig im Plerom entsteht, so erscheint die Bildung von Muskulatur durch das Cölothel als sekundäre Uebertragung. Wir müssen daher noch eine selbständige räumliche Funktion der Leibeshöhle annehmen, welche als die eigentlich wesentliche anzusehen ist.

Als Raum betrachtet erscheint die Leibeshöhle bei den Pleromaten

als Aequivalent des sekundären Pleroms. Der Entfall des letzteren bei gleichbleibenden Dimensionen des Körpers muss aber von Einfluss auf die Bewegungsfähigkeit der Tiere sein. Nicht die Masse der Muskulatur und deren feinere Struktur allein ist für die Bewegungsfähigkeit von Bedeutung, sondern auch die Relation zur übrigen Körpermasse, die selbstverständlich bei gleich grossen Tieren mit oder ohne Leibeshöhle eine sehr verschiedene ist. Je kompakter der Organismus, um so schwerer beweglich ist er, wie ohne weiteres daraus hervorgeht, dass alle sich schnell bewegenden Tiere eine Leibeshöhle besitzen. Selbstverständlich braucht die Ausbildung einer geräumigen Leibeshöhle nicht unbedingt mit grosser Lokomotionsfähigkeit verbunden zu sein; so besitzen z. B. die schwer beweglichen Echinodermen umfangreiche Cölarräume. Aber gerade bei den Echinodermen springt die Beziehung der Leibeshöhle zur Lokomotion in die Augen, denn das sog. Wassergefässsystem, mittelst dessen sie sich bewegen, ist ein Teil der Leibeshöhle (siehe über diesen Punkt noch weiteres bei Architektonik). Somit ist die räumliche Funktion der Leibeshöhle auch als eine passiv lokomotorische zu betrachten. Durch Aushöhlung des Körpers und Ersatz des bewegungshemmenden Bindegewebes durch leicht verschiebbare Lymphe schafft sich der Organismus der Pleromaten erst eine Grundbedingung für ausgiebige aktive Lokomotion, die bei den reicher veranlagten Cölenteriern schon im niedersten Formenkreise (Anthozoen) gegeben ist. Hierbei kommt nicht allein die Ortsveränderung des ganzen Körpers, sondern auch die einzelner Körperteile (z. B. bei den Tentakulaten), in Betracht. Einerseits ist die Funktion der Muskeln ausgiebiger, wenn das Bindegewebe nur in dem Grade, als es zur Stütze der Muskulatur dient, ausgebildet ist; sehen wir doch auch das sekundäre Plerom, das durch die Leibeshöhle ersetzt wird, von besonders weicher, fast flüssiger Beschaffenheit, im Gegensatz zum Bindegewebe der Ektopleura, das von fester Beschaffenheit ist (z. B. Nemertinen, *Hirudo*), wodurch schon gewissermassen die Ausbildung der lymphhaltigen Höhlung eingeleitet erscheint. Andererseits ermöglicht die durch Muskelkontraktion bedingte rasche Verschiebung grösserer Flüssigkeitsmassen im Körper die Schwellung beliebiger Körperteile, was gleichfalls die Lokomotionsfähigkeit steigert.

Demnach kann man ganz im allgemeinen die Leibeshöhle als Lokomotionshöhle funktionell charakterisieren. Ihr steht gegenüber das System der Gefässe, die als Cirkulationshöhlen zu bezeichnen sind.

Lokomotionshöhle.

Cölenterier.

Lokomotionshöhle, primäre und sekundäre Leibeshöhle (Cölom, Cölarräume). In der einen Hauptgruppe der Metazoen, bei den Cölenteriern, kommt nur eine sog. sekundäre Leibeshöhle, ein Cölom, besser gesagt eine Summe von Cölarräumen, vor, die sich durch Ableitung vom Coelenteron als Enterocöl (Gebr. Hertwig) charakterisieren. Als Cölom wird in diesem Buche nur die eigentliche, mit Cölothel ausgekleidete Leibeshöhle, die den Darm umschliesst, bezeichnet; alle übrigen Teile des Enterocöls werden als spez. Cölarräume (z. B. Hydrocöl) unterschieden. Bereits die niedersten Cölenterier, die Cnidarier, zeigen die Cölarbildung eingeleitet; denn die zahlreichen, radial geordneten, Urdarmtaschen der Anthozoen

sind als Vorläufer der paarigen cölaren Räume der Enterocölier schon deshalb zu betrachten, weil sie die Bildung der Muskulatur übernehmen. Nur an den Tentakeln und an der Mundscheibe ist das Ektoderm noch muskelbildend; am Mauerblatt hat es, ausser bei *Cerianthus*, die Bildung der besonders wichtigen Längsmuskulatur an die Urdarmtaschen abgetreten und ist hier bereits als Epiderm (siehe bei allgemeinen Prinzipien) zu bezeichnen. Die völlige Sonderung der Urdarmtaschen vom Enteron ist verbunden mit einer Reduktion der Taschenzahl auf zwei und zugleich entwickelt sich auch der Endothelcharakter des auskleidenden Deckgewebes, während die Epithelien der Haut und des Darmes sich durchgehends zu Epiderm und Enteroderm spezialisieren, also die Fähigkeit zur Muskelbildung ganz verlieren. Wie innig die phylogenetischen Beziehungen des Cölothels zum Epithel der Cnidarier sind, dafür spricht die lokale Anwesenheit nervöser Elemente im ersteren bei den Echinodermen (hyponeurale, cölomale Nervenstreifen). Ferner ist die Polymerie, die den Urdarmtaschen zukam, noch nicht völlig verwischt, wie sich in der fünffachen Gliederung des Hydrocöls ausprägt (siehe bei Architektonik weiteres).

Während die Urdarmtaschen der Anthozoen in der Längsrichtung des Tieres einheitliche Bildungen sind, gliedern sich die paarigen Cölarräume der Enterocölier in der Längsrichtung mehr- oder vielfach und bedingen dadurch die Segmentierung des Soma. Wir unterscheiden bei den Prochordaten jederseits drei Räume: Procöl, Mesocöl und Metacöl. Das erstere ist fast allgemein nur einseitig entwickelt und bildet verschieden benannte Räume der Echinodermen, die oft fehlen; ferner die Eichelhöhle der Enteropneusten, die Epistomhöhle von *Phoronis* und verwandten Formen. Das Mesocöl ist bei den Echinodermen gleichfalls unpaar und stellt hier, im Verein mit dem Procöl, das Wassergefässsystem (Hydrocöl) vor; bei den Enteropneusten ist es paarig angelegt und repräsentiert die Kragenhöhlen. Das immer paarig angelegte Metacöl stellt das eigentliche Rumpfcölom aller Formen vor. Bei den Echinodermen münden das Procöl, bei den Enteropneusten dieses und die Kragenhöhlen, bei den Phoronidiern und Brachiopoden die Metacöls nach aussen. Die Ausführungsgänge der letzteren haben den Charakter von Metanephridien; die der ersteren stellen einfache Pforten vor, deren Wandung keine exkretorische Funktion zu haben scheint; doch entwickelt das Cölothel an manchen Stellen Speichernieren (Achsenorgan der Echinodermen). Auf exkretorische Funktion des Procöls deutet auch der Eichelglomerulus der Enteropneusten hin.

Inwieweit die reiche cölare Gliederung der Euchordaten mit der der Prochordaten zu vergleichen ist, bleibt vor der Hand fraglich. Es scheint, dass die Segmentierung nur das Metacöl betroffen hat, während Pro- und Mesocöl in noch nicht völlig genau bekannter Weise, wenigstens bei *Amphioxus*, am Vorderende erhalten blieben. Die Gliederung des Metacöls betrifft nur den dorsalen, sich abfaltenden (Episomfalte), Teil desselben, dessen Segmente (Ursegmente), als Myocöls und Sklerocöls, eine besondere Bedeutung in Hinsicht auf die Bildung von Muskulatur und Bindegewebe gewinnen (siehe bei Haut); während der umfangreiche ventrale Teil zwar bei *Amphioxus* gegliedert angelegt wird, allgemein aber ungegliedert persistiert und das eigentliche Cölom (Leibeshöhle) repräsentiert.

Die an die Cölarräume geknüpfte Segmentierung ist bei den

Echinodermen äusserlich noch nicht ausgeprägt und kommt überhaupt ganz allgemein äusserlich nur in geringem Maasse zum Ausdruck, wie am besten der Vergleich der Euchordaten mit den Artikulaten lehrt. Bei den Plerocöliern ist es in erster Linie der Hautmuskelschlauch, welcher die äussere Gliederung, vor allem durch Bildung der Extremitäten, bedingt; bei den Enterocöliern ist die Gliederung dagegen eine innere, versteckte und, wenn sich auch phylogenetisch Achsenskelet und Stammmuskulatur vom Hautmuskelschlauch ableiten, so erscheinen sie doch in der Tiefe des Episoma sehr selbständig.

Pleromaten

Bei den Pleromaten bedeutet die Leibeshöhlenbildung eine Auflockerung des Pleroms, die überhaupt erst bei den Zygoneuren sich bemerkbar macht. Man unterscheidet hier zwei Typen der Leibeshöhle, je nachdem ein Endothel vorhanden ist oder mangelt. Im letzteren Falle spricht man von einer primären, auf den Hohlraum der Blastula zu beziehenden, im ersteren Falle von einer sekundären Leibeshöhle und bezeichnet als Cölom (spez. Plerocöl) nur die letztere. Man kann diese Unterscheidung acceptieren, ohne damit jedoch eine prinzipielle Verschiedenheit beider Höhlenarten anzuerkennen. Eine solche wird in der selbständigen segmentalen Anlage des Plerocöls innerhalb von mesodermalen Keimstreifen gefunden. Indessen ist für die Gliederung dieser Keimstreifen (Plerosomen, siehe weiteres bei Architektonik) die Anordnung der Muskulatur in erster Linie maassgebend; die Bildung eines Teils der Muskulatur oder sämtlicher Muskulatur vom Cölothel aus erscheint aber als ein sekundärer Vorgang, als eine teilweise Lokalisierung der Mesodermbildung, die mit dem Auftreten von gesonderten Bildungszellen an der Gastrula (sog. Teloblasten des Mesoderms, Plerosomoblasten) zusammenhängt. Das Auftreten der Plerosomen ermöglicht die Verknüpfung von Gonade und Niere mit der Leibeshöhle, was zu den Cölomgonaden und Metanephridien der Anneliden führt. Wollen wir alle Aequivalente des Enterocöls der Cölenterier und seiner Derivate bei den Pleromaten aufsuchen, so sind die Leibeshöhlen beider Art, sowohl die primäre als auch sekundäre, das gesamte, unabhängig vom Cölothel entstehende Füllgewebe, die Gonocöls und die Nephridien, kurz das gesamte Mesoderm, heranzuziehen. Bei den Cölenteriern treffen wir eine umfassende Lokalisierung der Mesodermbildung, welche das Auftreten eines Cölothels ohne weiteres verständlich macht. Dagegen stammt das Mesoderm der Pleromaten aus mannigfachen Quellen und die Ausbildung eines Cölothels bedeutet hier nur einen teilweis vereinfachten Entstehungsmodus (siehe bei Architektonik Näheres).

Das erste Auftreten der Leibeshöhle, spez. der sekundären, bei den Pleromaten ergiebt sich in der Entwicklung von Gonocöls bei den Plathelminthen. Die Gonadenbläschen oder -schläuche der Plathelminthen, Nematoden, Arthropoden und Mollusken sind nicht vergleichbar den Gonadensäcken der Enteropneusten etc., da letztere nur sekundär ausgehöhlte Propagationsherde, erstere aber, wie z. B. bei den Arthropoden sehr deutlich aus der Ontogenese hervorgeht, Cölarräume sind, deren Wandung einen Propagationsherd enthält. Die Frage, ob bei den Nemertinen ein Cölom vorkommt, oder ob die Genitaltaschen nur Gonocöls repräsentieren, ist in Hinsicht darauf, dass bei vielen Formen die Taschen auch persistieren, wenn keine Genitalzellbildung statthat, ferner in Hinsicht auf die segmentale

Anordnung der Taschen, im ersteren Sinne zu beantworten; nur ist infolge der unvollständigen Unterdrückung des sekundären Pleroms das Cölom von geringem Umfange. Ein ausgedehntes Cölom kommt nur den Anneliden zu und zeigt hier reiche segmentale Gliederung, wobei jedes Paar von Cölomtaschen auf ein Somitenpaar (Segmente der erwähnten Plerosomstreifen) zu beziehen ist. Bei den Mollusken ist das Cölom gering entwickelt (Perikard).

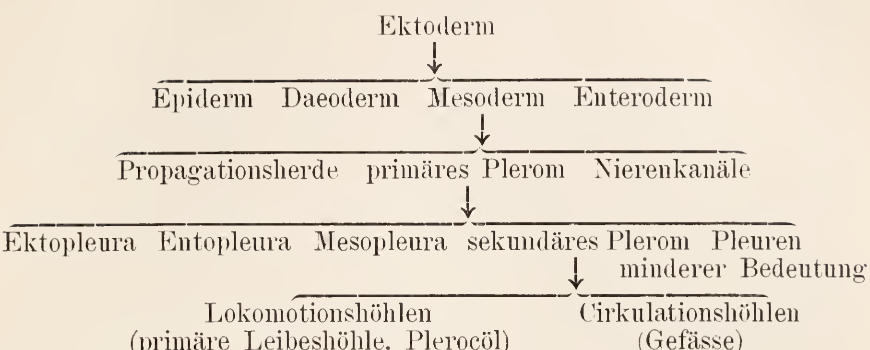
Eine primäre Leibeshöhle findet sich bei den Nematoden und Arthropoden, besonders aber bei den letzteren. Nicht sicher zu deuten sind die Verhältnisse bei *Gordius*. Auch bei den Mollusken kann die primäre Leibeshöhle eine Rolle spielen (Gastropoden). Sie zeigt in allen Fällen vielfache Beziehungen zu den Cirkulationshöhlen, wenn letztere überhaupt vorhanden sind (Arthropoden, Mollusken); bei den Arthropoden wird direkt von einem Hämocöl gesprochen. Uebrigens tritt auch das Cölom manchmal, z. B. bei den Hirudineen, in ausgebreiteten Zusammenhang mit den Cirkulationshöhlen.

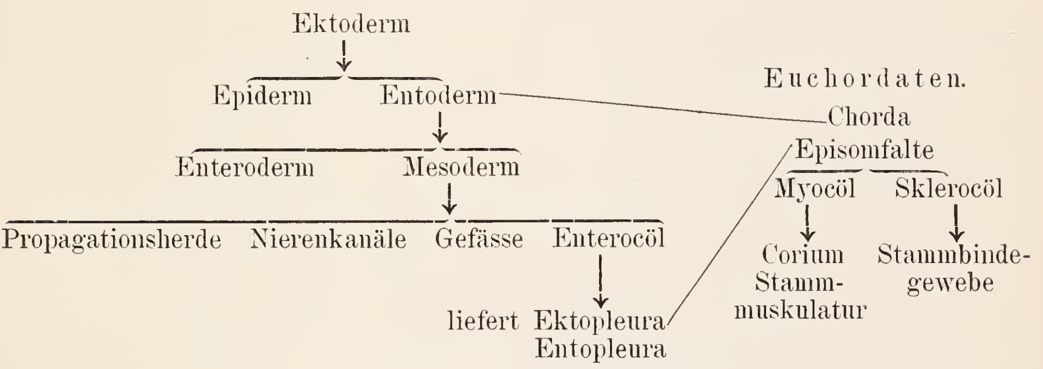
Das Cölothel zeigt exkretorische Funktion lokal bei den Anneliden (Chloragogengewebe am Darm der Oligochäten, u. a.) und bei den Mollusken (drüsenartige Endothelwucherungen des Perikards = Perikarddrüsen). Exkretorische Funktion kommt aber auch vielen Lymphzellen zu, welche lokal aus dem Endothel, z. B. bei Polychäten, entstehen, sich ablösen und frei im Cölom oder in den Geweben bewegen. Als selbständig gewordene Cölothelzellen sind jedenfalls auch die grossen, exkretorisch funktionierenden Zellen der Arthropoden, die vorwiegend im sog. Perikard vorkommen und deshalb Perikardzellen genannt werden (lymphoides Gewebe, siehe bei Architektonik), zu deuten.

Das Cölothel nimmt ferner nicht selten lokal den Charakter eines Wimperepithels, unter Entwicklung von faltenartigen Duplikaturen, an. Wir finden Wimperfalten vor allem an den Nephrostomen (Anneliden, Mollusken, Vertebraten) als sog. Nierentrichter entwickelt. Sie können auch an den inneren Mündungen von Genitalgängen (Genitaltrichter), z. B. bei Capitelliden, auftreten und finden sich schliesslich als selbständige Trichter, z. B. bei den Hirudineen, wo sie in der Nähe der inneren Nierenmündungen liegen und fälschlicherweise direkt als Nierentrichter bezeichnet werden; ferner als spez. Wimperorgane bei *Nereis*, *Chiton* u. a.

Die Auskleidung der Leibeshöhle wird als Peritoneum bezeichnet. Man versteht darunter das Cölothel und das unmittelbar anliegende Bindegewebe, soweit es sich von Ekto- und Entopleura, die ja mit ihm gleicher Entstehung sind, deutlich abgrenzt. Bei den Invertebraten handelt es sich zumeist nur um Bildung einer Grenzlamelle, die auch ganz fehlen kann oder von Ekto- bez. Entopleura stammt; bei den Vertebraten ist die Bindegewebslage (Faserlage, Serosa) mächtiger und entsteht vom Cölothel aus, wenn bereits die Pleuren zur Sonderung gelangt sind. Eine selbständige Muskellage kommt dem Peritoneum z. B. bei Echinodermen lokal, vor allem bei den Holothurien, zu.

Uebersicht. Eine übersichtliche Darstellung der Körperschichten in Hinsicht auf die Art ihrer ontogenetischen und phylogenetischen Entstehung sei in folgenden beiden Schemen gegeben. Die Komplikation des parietalen Blattes bei den Euchordaten ist im zweiten Schema besonders dargestellt.





Cirkulationshöhlen (Blutgefässe, Lymphgefässe). Die regelmässige Cirkulation der Lymphe findet in engen Räumen statt, welche im Füllgewebe des gesamten Körpers auftreten und entweder von einem Endothel (Vasothel) ausgekleidet sind, oder eines solchen entbehren. Ein wesentlicher Unterschied kann im Vorhandensein oder Mangel eines Vasothels nicht gesehen werden, da Räume von beiderlei Art vielfach mit einander direkt zusammenhängen. Bei den Arthropoden entbehren sämtliche, bei den Mollusken gerade die grössten Gefässe (Herz, Hauptarterien) des Vasothels.

Cirkulationshöhlen.

Ueber die Genese der Gefässe besteht noch grosse Unsicherheit. Bei den Pleromaten treten phylogenetisch die Gefässe zunächst als Lücken im sekundären Plerom (Nemertinen), später (Anneliden etc.) im Bindegewebe aller Pleuren, auf. Man führt (Bütschli) ihr Lumen auf den Hohlraum der Blastula zurück, vergleicht sie also der primären Leibeshöhle, mit der sie ja auch bei den Arthropoden in ausgiebiger Weise vereinigt sind. Bei vielen Plerocöliern gehen jedoch die Hauptgefässstämme durch Abspaltung solider Zellstränge, die sich später aushöhlen, aus dem Cölothel der Plerosomen hervor und ihr Lumen wäre deshalb dem Plerocöl zu vergleichen. Dass nirgends eine Abfaltung der Vasothelien vom Cölothel beobachtet wird, kann diese

Genese.

Deutung nicht beeinflussen, da ja auch die Bildung des Plerocöls und nicht selten selbst des Enterons an solide Anlagen anknüpft. Als Modifikation der Aushöhlung solider, vom Cölothel sich ableitender, Anlagen ist wiederum die freie Lückenbildung im Füllgewebe, mit oder ohne Auftreten eines Vasothels, aufzufassen. Auch jene Fälle, in denen der Hohlraum der Blastula direkt in Lumina der Gefässe, z. B. des Arthropodenherzens, einbezogen wird, bilden keinen schroffen Gegensatz zu den anderen Entstehungsweisen, entsprechend den zu Anfang des Kapitels gemachten Ausführungen über die prinzipielle Wesensgleichheit von primärer und sekundärer Leibeshöhle.

Bei den Enterocöliern scheinen zum Teil (Vertebraten) direkte Beziehungen der Gefässanlagen zum Entoderm der Jugendstadien vorzuliegen; in anderen Fällen entstehen die Anlagen im Bindegewebe, das hier ja in seiner Gänze auf Cölothelien (siehe bei Architektonik: Echinodermen) zurückzuführen ist. Hier scheinen daher die Gefässe dem Enterocöl ohne weiteres morphogenetisch vergleichbar und der Nachweis einer direkten Abfaltung erscheint für noch nicht genauer untersuchte Fälle, z. B. *Amphioxus*, wohl möglich.

Ausbildung. Die formale Ausbildung der Gefässe ist eine mannigfaltige. Als L a k u n e n sind Gefässe von unregelmässiger Form und Weite, mit oder ohne Vasothel, anzusehen; sie kommen besonders dem venösen (siehe unten) Teil des Systems zu, z. B. sog. Venensinus bei den Mollusken und Vertebraten (besser Venenlakune zu benennen, siehe allgemeine Prinzipien). Als H e r z (K a m m e r und V o r k a m m e r) werden umfangreiche, mit besonders starken muskulösen Pleuren ausgestattete Gefässteile bezeichnet; als eigentliche G e f ä s s e (A r t e r i e n und V e n e n) gelten die schwächeren Abschnitte, welche eine deutlich nachweisbare Pleura besitzen; als K a p i l l a r e n die engsten, welche der Pleura entbehren. Kapillaren fehlen den Mollusken und Arthropoden und werden durch Lakunen vertreten; den meisten Arthropoden gehen überhaupt Gefässe, bis auf das Herz und eine kurze A o r t a (centraler Arterienstamm), ganz ab.

Bei den Vertebraten entwickelt sich eine Sonderung der Gefässe in spez. B l u t - und L y m p h g e f ä s s e. Die letzteren stehen einerseits mit der Leibeshöhle, andererseits mit den Blutgefässen, durch eine geringe Zahl von Kommunikationen in Zusammenhang. L y m p h - h e r z e n, als Bewegungsorgane der Lymphe, kommen besonders den mit umfangreichen Lymphlakunen (Lymphsäcken) ausgestatteten Anuren zu. Im allgemeinen zeichnet sich die Pleura der Lymphgefässe durch schwache Entwicklung aus; meist ist nur ein Vasothel nachweisbar.

Die Wand eines starken Blutgefässes der Vertebraten besteht aus dem V a s o t h e l, das mit einer unmittelbar anliegenden, vorzugsweise elastischen, G r e n z l a m e l l e zusammen die I n t i m a des Gefässes bildet; ferner aus der muskulösen T u n i c a m e d i a, mit meist ausschliesslich Ring-, selten auch mit Längsmuskelfasern, und aus der bindegewebigen T u n i c a e x t e r n a (A d v e n t i t i a), welche in das umgebende Bindegewebe übergeht. Im wesentlichen gilt der gleiche Bau auch für die Blutgefässe der Avertebraten, nur wird die Grenzlamelle nirgends vom spez. elastischen Gewebe gebildet. Bei den Gefässen der Arthropoden fehlt stets, bei denen der Mollusken vielfach das Vasothel. Vom Herz der Arthropoden sind seitliche Spaltöffnungen (O s t i e n) zu erwähnen, durch welche das venöse Blut aus dem umgebenden Perikardsinus einströmt. Vielfach produziert die Gefäss-

wand, und zwar die Intima, Klappen verschiedener Form, welche die Cirkulationsrichtung des Blutes regulieren. Bei vielen Anneliden kommt ein sog. Herzkörper, eine Wucherung des Vasothels von fraglicher Bedeutung, vor.

Das Verhältnis von Herz, Gefäss und Kapillare zu einander ist folgendes. Das Blut strömt aus dem Herzen, welches ihm die Cirkulationsgeschwindigkeit verleiht, in bestimmte Gefässe, die als Arterien bezeichnet werden. Diese verzweigen sich im ganzen Körper und gehen in die Kapillaren über, welche geflechtweise alle Organe umspinnen und den Austausch der Flüssigkeiten und Gase mit den Geweben vermitteln. Aus den Kapillargeflechten entspringen die Venen, die, mehr und mehr sich sammelnd, wieder in das Herz einmünden. Man teilt also die Gefässe nach der Richtung des Blutstroms in Arterien und Venen ein. In den ersteren strömt das Blut vom Herzen hinweg, in den letzteren zum Herzen hin. Wo ein gesondertes Herz fehlt, bestimmt die Kontraktion der Gefässe selbst die Cirkulationsrichtung. Eine Abweichung vom Benennungsschema betrifft die Gefässe der Atmungsorgane. Die in die Atmungsorgane, seien es nun Lungen oder Kiemen, eintretenden Gefässe werden Arterien genannt, auch wenn sie zur venösen Kreislaufhälfte gehören (z. B. Mollusken); die abführenden Gefässe heissen wiederum Venen. In den Kapillaren der Atmungsorgane (siehe bei Haut und Darm) giebt das Blut Kohlensäure ab und nimmt Sauerstoff auf; es wird dadurch sog. arteriell. Während seines Verlaufes im Körper, vorzüglich in den Kapillaren, wird der Sauerstoff abgegeben und Kohlensäure angehäuft; das Blut wird sog. venös. Je nach der Lage der Atmungsorgane zum Herzen ist dieses daher entweder ein arterielles oder ein venöses, ein Kiemen- (bez. Lungen-)herz oder ein Körperherz.

Wie mit Sauerstoff in den Kiemen, beladet sich das Blut am Darm, vermittelst der Darmkapillaren und einmündenden Lymphgefässe (Vertebraten), mit den flüssigen Nährstoffen, die durch die Venen zum Herzen gelangen und nun vermittelst der Arterien und Kapillaren an alle Organe abgegeben werden. Eine besondere Stellung nimmt die Leber ein, die einen eignen venösen Kreislauf besitzt. Die vom Darm kommende Pfortader löst sich eintretend in ein Kapillargeflecht auf, das sich aber wieder zu einem einheitlichen Gefäss, das zum Herzen verläuft (Lebervene), sammelt. Eine andere Modifikation kommt der Vertebratenniere zu. Hier lösen sich die Arterien lokal in Kapillargeflechte (Glomeruli der Malpighi'schen Körperchen) auf, aus denen wieder Arterien hervorgehen. Man spricht von Vasa advehentia und revehentia der Glomeruli. Erst später erfolgt die Bildung der typischen Kapillargeflechte, aus denen die Venen ihren Ursprung nehmen.

Inhalt.

Gleichen Ursprungs mit dem Vasothel erscheint ontogenetisch vielfach der Gefässinhalt, der aus der Lymph-, bez. Blutflüssigkeit, und den Lymph-, bez. Blutzellen besteht. In anderen Fällen bleibt der Ursprung unbekannt oder ist auf lokalisierte Bildungsherde (Lymph-, bez. Blutdrüsen), die dem Gefässnetz eingelagert sind, zurückzuführen. Die Lymphzellen leiten sich zum Teil auch vom Cölothel (Anneliden) ab. Bei den Avertebraten giebt es keine spezifischen Lymphgefässe und die Unterscheidung von Lymph- und Blutzellen ist eine unscharfe. Als letztere werden gewöhnlich Zellen bezeichnet, die nur in den Gefässen, nicht auch in der Leibeshöhle und in den

Geweben, vorkommen, von geringer Grösse und von ziemlich konstanter, abgerundeter Form sind. Die Färbung des Blutes, die z. B. bei Anneliden vorkommt, ist hier an die Flüssigkeit (Hämolymphe) selbst gebunden. Erst die Vertebraten zeigen in den gesonderten Blutgefässen, nur spärlich in den Lymphgefässen, echte farbige Blutzellen (Erythrocyten), die bei den Säugern kernlos sind. Die Lymphgefässe vermitteln hier die Aufnahme und Abgabe von Nährstoffen zwischen Blutgefässen und Geweben; nur in den Glomeruli der Nieren treten die Blutkapillaren in direkten Stoffaustausch mit den Geweben, speziell mit dem Nephroderm. Die farblose, nährstoffreiche Lymphe der Vertebraten wird auch als Chylus bezeichnet.

Gesonderte Lymph-, bez. Blutdrüsen kommen vor allem den Arthropoden (Crustaceen) und Vertebraten zu (siehe im spez. Teile Näheres). Von den Vertebraten seien als wichtigste Punkte des Vorkommens erwähnt: die Milz, das Knochenmark und die Schleimhaut des Darmes.

Architektonik.

A. Pleromata.

Porifera (Spongia, Schwämme).

An den Spongien (Fig. 231) unterscheiden wir ein Epiderm, ein Enteroderm und zwischen beiden ein Mesoderm, welches die diffuse Gonade und ein muskelfreies Protoplerom umfasst. Dieser einfache architektonische Bau, dem eine niedere Stufe histologischer Differenzierung entspricht, erscheint kompliziert durch die Vielgliedrigkeit des Enteroderms, das aus einzelnen Säcken (Geisselkammern) besteht und durch die Anwesenheit eines ektodermalen Kanalsystems, das einerseits von Hautporen (Dermalporen) aus zu den Kammern (zuführendes Kanalsystem), andererseits von den Kammern aus (Kammerostien) zur Oberfläche (abführendes Kanalsystem) leitet. Die abführenden Kanäle sammeln sich in einem grossen Sammelraum (Fig. 232) oder in mehreren Sammelgängen (Fig. 233), die je durch ein Osculum ausmünden. An jeder Kammer unterscheiden wir ausser dem in der Einzahl vorhandenen Ostium einen oder viele Kammerporen. Bei einer einzigen Gruppe (Asconen) sind alle Kammern zu einer einheitlichen Centralkammer vereinigt, die direkt durch das Osculum nach aussen mündet (Fig. 234).

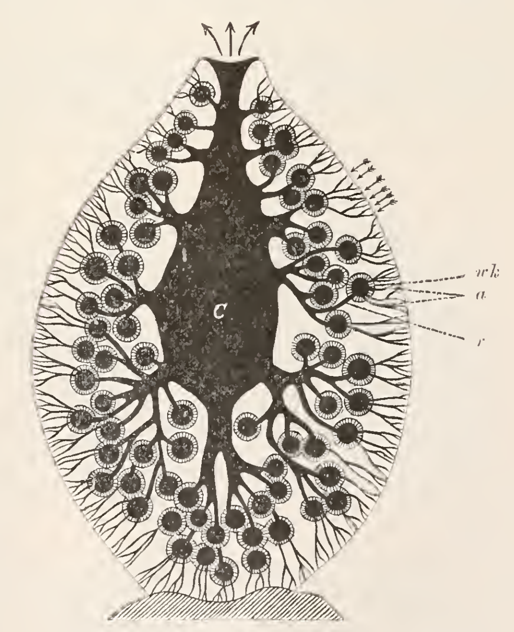


Fig. 231. Hohlraumsystem einer Kalkspongie vom Leucontypus, nach E. HAECKEL. Das Wasser strömt (wie dies durch die Pfeile angedeutet wird) in die zahlreichen Poren des Körpers ein und durch die endständige Auswurfsöffnung (Osculum) aus. *C* centraler Hohlraum, *wk* Wimperkammern mit Geisselzellen, *a* zuführende Kanäle, *r* abführende Kanäle.

Aus der Entwicklungsgeschichte ergeben sich folgende Befunde. Das sich furchende Ei (*Sycon*) liefert eine Blastula (Fig. 235) mit different polarer Hauptachse, deren apicaler Teil das Ektoderm, deren prostomaler Teil das Enteroderm repräsentiert. In manchen Fällen ist diese Differenzierung des Blastoderms stark verwischt, da letzteres, z. B. bei Asconen (MINCHIN) und bei *Oscarella* (HEIDER), in toto dem Enteroderm zu entsprechen scheint, demgemäss auch bei *Oscarella* durchwegs von Kragenzellen gebildet wird, und das Ektoderm, das bei anderen Larven sofort unterscheidbar, durch grosse körnige Zellen charakterisiert, auftritt, erst sekundär durch Modifikation der hellen Blastodermzellen entsteht. Indessen giebt es Uebergänge zum Verhalten von *Sycon*; bei Kieselschwämmen ist das Ektoderm von Anfang an gesondert nachweisbar, jedoch nur ganz auf das apicale Ende beschränkt, von wo aus es ins Innere hinein vorragt und das sog. Blastocöl ausfüllt. Wir dürfen daraus schliessen, dass auch in den Fällen bei Asconen und *Oscarella* die Blastodermzellen nicht gleichwertig und von

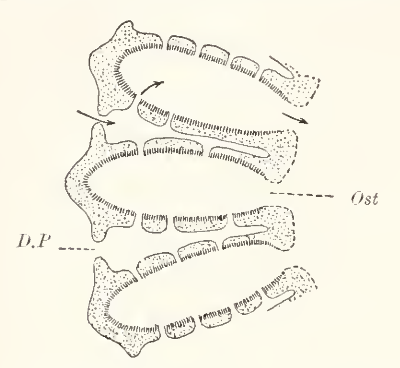


Fig. 232. Einfaches Kanalsystem mit Sammelraum (*Sycon*), nach KORSCHELT u. HEIDER. *D.P* Dermalpore, *Ost* Ostium; die Pfeile bezeichnen die Stromrichtung.

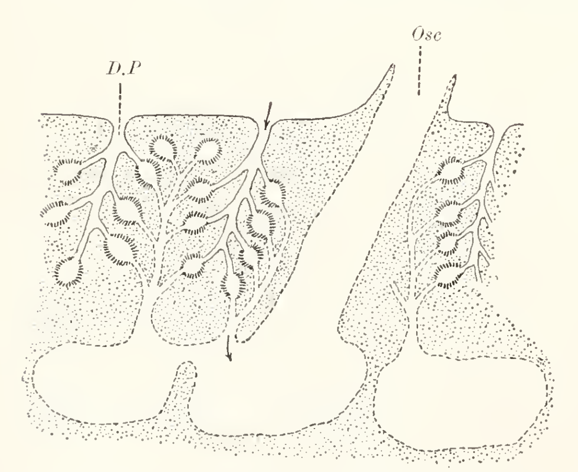


Fig. 233. Kompliziertes Kanalsystem mit Sammelgang (*Oscarella*), nach KORSCHELT u. HEIDER. *D.P* Dermalpore, *Osc* Osculum; die Pfeile bezeichnen die Stromrichtung.

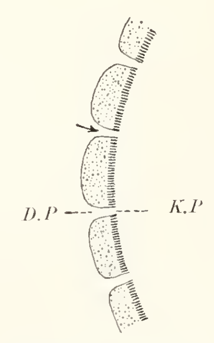


Fig. 234. Einfachstes Kanalsystem mit Centralkammer (*Ascon*), nach KORSCHELT u. HEIDER. *D.P* Dermalpore, *K.P* Kammerpore; der Pfeil bezeichnet die Stromrichtung.

Anfang an, trotz gleichartigem Habitus und anscheinend gleichartiger Struktur, Ektoderm- und Enterodermzellen unterscheidbar sind. Es würde sich um den experimentellen Nachweis handeln, ob bei künstlicher Querteilung der Blastula, speziell von *Oscarella*, die vegetative Hälfte, welche dem prostomalen Pol entspricht, befähigt ist die animale, bez. apicale, Hälfte zu regenerieren. Voraussichtlich dürfte das nicht der Fall sein. Immerhin bleibt die Anlage des Ektoderms in Form von

Kragenzellen interessant und für die Ableitung der Schwämme von Choanoflagellaten (siehe unten) bedeutungsvoll.

Das apicale Blastoderm liefert in erster Linie das Epiderm und das Mesoderm, letzteres durch diffuse Abspaltung, und ist deshalb

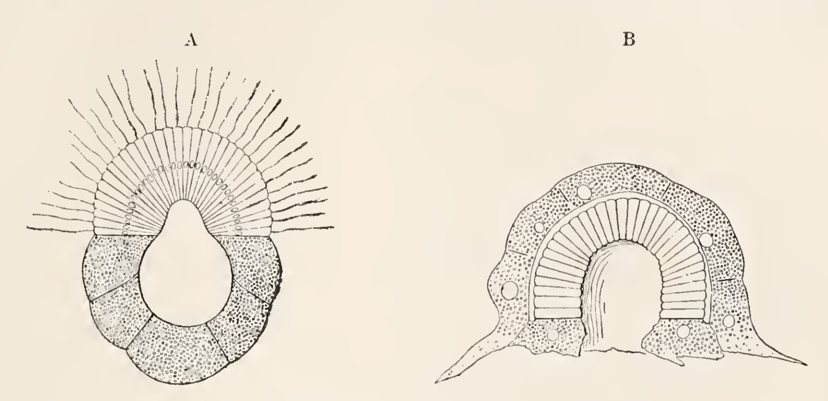


Fig. 235. Medialer Schnitt durch A das Blastula- und B das Gastrulastadium von *Sycon raphanus*. Nach F. E. SCHULZE. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

(siehe bei Organologie) als Ektoderm zu bezeichnen. In den Fällen einer kompakten, das Blastocöl erfüllenden Ektodermanlage, gliedert sich von dieser eine oberflächliche Zellschicht, das Epiderm, ab. Auch am ausgebildeten Tiere kann das Körperepithel am prostomalen Pol den Charakter eines Ektoderms wahren und dauernd zur Vermehrung des Protopleroms beitragen (*Sycon* (Fig. 236), siehe das betreffende Kapitel). Vom Ektoderm stammt ferner das Epithel des Kanalsystems, wie von MAAS für *Sycon* (Fig. 237), später auch bei der Knospenentwicklung der *Tethya*, mit Sicherheit nachgewiesen wurde, wie es sich ferner für die Kieselschwämme (siehe unten) von selbst ergiebt und nach MAAS auch für *Oscarella* wahrscheinlich ist.

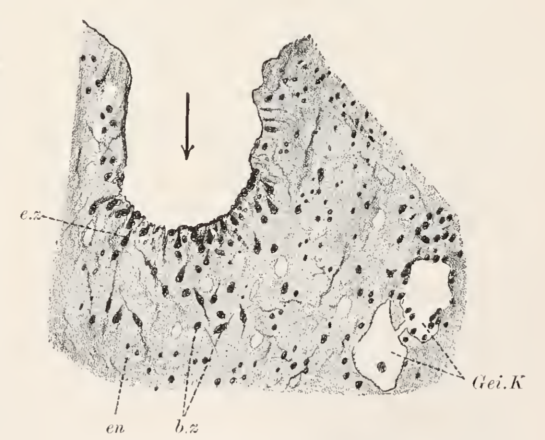


Fig. 236. *Sycon raphanus*, prostomaler Pol, zeigt die Einwanderung von Epithelzellen (*e.z*) ins Protopleron. *en* Enchym, *b.z* Bindezellen, *Gei.K* Geisselkammern.

Das Enteroderm gelangt entweder durch einheitliche Gastrulation am prostomalen Pol oder durch vielfache lokale Einwanderung (Kieselschwämme) an anderen Stellen der Larve ins Innere des Protopleroms. Nur bei den Asconen liefert es einen einheitlichen Sack (Enteron), bei den anderen Formen gliedert es sich, soweit nicht schon die Gastrulation zur Gliederung beitrug, in die Kammern, welche durch Vermittlung des Kanalepithels mit der Aussenwelt in Verbindung gesetzt werden. Es liegt also ein vielteiliges Enteron vor. Der Gastrulationsmund

(Prostoma, Urmund) schliesst sich in allen Fällen; die Larve heftet sich mit der prostomalen Seite fest, worauf das Osculum apical, die Hautporen lateral auftreten. Anwesenheit mehrerer Oscula lässt auf unvollkommene Teilung des Schwammes schliessen.

Verwandtschaft.

Bei einem Vergleich der Poriferen mit den übrigen Metazoen bereitet vor allem die Polymerie des Enterons, die Anwesenheit des Kanalsystems mit Poren und Oscula und die Festheftung der Larve mit dem prostomalen Pole, welche den dauernden Verschluss des Urmunds bedingt, Schwierigkeiten. Alle drei Besonderheiten können phylogenetisch erworben, sie können aber auch primärer Natur sein. Bei ersterer Anschauungsweise erscheint der Urmundverschluss durch Festheftung als Ursache für die Ausbildung des Kanalsystems, diese als Ursache der Vielgliedrigkeit des Enterons u. s. w.; die primäre Form stellt dann ein *Ascon* vor. Bei der zweiten Anschauungsweise ist ein *Ascon* die höchstdifferenzierte, weil einheitliche, Form der ganzen Klasse, die Polymerie des Enterons weist auf einen kolonialen Zustand hin und das Kanalepithel kann direkt als Epiderm, das Kanallumen als Aussenwelt, aufgefasst werden. Jede Kammer (Enteromer, auch Oecium zu nennen) mit umgebendem Gewebe, insgesamt als Oekosoma zu bezeichnen, repräsentiert einen Flagellatenstock, der sich an die *Protospongia haeckeli* Saville Kent anschliessen würde, alle Oekosomen zusammen, die durch unvollkommene Teilung aus einem einzigen hervorgehen, ordnen sich radial derart um ein Centrum (Sammelraum), dass die Poren gegen aussen, die Ostien centralwärts gewendet sind. Sekundär verfliessen alle Regionen immer mehr zu einer einzigen, wobei das Kanalsystem mehr und mehr reduziert wird. Wir hätten im Kanalsystem den phylogenetischen Ausgangspunkt des bei den Pleromaten eine so grosse Rolle spielenden Daeums (siehe bei Organologie) vor uns. Das Prostoma, das bei den Larven der, vom hier entwickelten Standpunkt aus, als ursprünglichste Formen zu deutenden Kieselschwämme überhaupt nicht zur Anlage kommt, erscheint als ein Neuerwerb. Wir würden also bei den Spongien den Uebergang eines unmittelbar an die Protozoen anschliessenden Kolonialstadiums in eine höhere Individualitätsstufe (Metazoenstufe) konstatieren; ähnlich wie uns die Siphonophoren den Uebergang einer

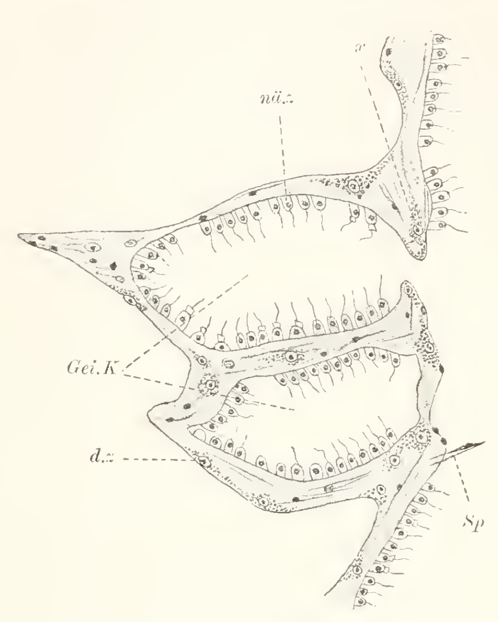


Fig. 237. Junger *Sycon raphanus*, nach der Metamorphose (nach O. Maas). *d.z* Deckzelle, *x* einwandernde Deckzelle, welche an der Bildung des abführenden Kanalsystems teilnimmt, *Gei.K* Geisselkammern, *Sp* Spiculum, noch im Skleroblast gelegen, *nä.z* Nährzelle.

Kolonie von Metazoen zu einer Individualitätsstufe noch höherer Ordnung zeigen.

Diese hier kurz skizzierte zweite Anschauungsweise hat den Vorzug vor der ersteren, welche in den Spongien durch Festheftung degenerierte Metazoen erblickt. Die Festheftung der Larve mit dem prostomalen Pol erscheint einfach als Folge der Körperhaltung beim Schwimmen. Der prostomale Pol schwimmt voran; das Gleiche gilt aber auch für die Ctenophoren im ausgebildeten Zustande; ja wir sehen sowohl gewisse Ctenophoren, als auch alle Turbellarien, mit der Mundfläche, welche sich vom prostomalen Pole ableitet, am Boden kriechen; während alle Cnidarier, larval und ausgebildet (Medusen), mit dem apicalen Pole voranschwimmen und die Larven sich mit diesem festheften. Diese verschiedenartige Verwendung der Körperpole bei den Pleromaten und Cölenteriern ist zweifellos Ausdruck fundamentaler Organisationsdifferenzen; die festsitzenden Spongien erscheinen dabei ebenso als Ausgangspunkt für die lokomotionsfähigen Ctenophoren und Turbellarien, wie die Polypen für die Medusen. Es liegt ferner kein triftiger Grund vor, die so einfache histologische Ausbildung der Spongien als eine sekundär vereinfachte, als Beweis für Degeneration, zu betrachten. Auf die Poren, spez. die Kammerporen, und auf die Oscula lassen sich gewisse Bildungen der Ctenophoren (siehe dort) zurückführen.

Ein wesentlicher Grund für die Beurteilung eines Ascons als ursprüngliche Form wurde in seiner Aehnlichkeit mit der *Sycon*-Larve, welche unter allen Spongienlarven am meisten den Larven anderer Metazoen verwandt ist, gesehen. Nach dem biogenetischen Grundgesetz Häckel's durchläuft ein Organismus während seiner Ontogenese niedrigere phylogenetische Entwicklungsstufen; somit mussten die von den Larven am wenigsten abweichenden Kalkschwämme, als Ausgangspunkt für die ganze Spongienreihe betrachtet werden. Indessen, so selbstverständlich es auch erscheint, dass ein junges Tier einfacher gebaut ist als ein erwachsenes, so kann doch ein angestrebter höherer Bauplan gerade an der minder spezialisierten, mit potentiell reich veranlagten Zellen ausgestatteten Larve besser zum Ausdruck kommen, als am fertigen Tier, dessen Zellen nur zum kleinen Teil noch die gleiche Funktionsbreite zeigen. Man denke an den Chordaschwanz der Tunikatenlarven, der bei der Metamorphose verschwindet, also einen neuen bedeutsamen architektonischen Charakter nur an der wenig differenzierten Larve eingeführt zeigt. Nur bei den Appendikularien siegt der neue Charakter über die ererbten Qualitäten und der Schwanz erhält sich dauernd. Die Tunikaten als rückgebildete Euchordaten aufzufassen, liegt kein berechtigter Grund vor, da die Larven nicht Eu-, sondern Telochordaten sind, sich also scharf vom *Amphioxus* und von den Vertebraten unterscheiden. Bei der Beurteilung von Verwandtschaftsverhältnissen ist in erster Linie der Bau des ausgebildeten Tieres in Rücksicht zu ziehen; die Larve kommt erst in zweiter Linie in Betracht. Man kann z. B. nicht eine vielgliedrige Siphonophore von einer ungegliederten Form, wie sie die Larve repräsentiert, ableiten, etwa derart, wie es von Claus versucht wurde, dass man annimmt, an einer larvenähnlichen Form sei die eigentliche Siphonophore durch Knospung entstanden. Vielmehr kann nur eine gleichfalls reich, doch minder spezialisiert, gegliederte Form, in diesem Falle also ein Hydropolypenstock, den Ausgangspunkt der

Biogenetisches Grundgesetz.

phylogenetischen Entwicklung abgegeben haben; die Larve erscheint also für das Verständnis der Verwandtschaftsverhältnisse nicht ausschlaggebend, sondern nur als Hilfsmittel für die Beurteilung neben allen übrigen. Viele Charaktere, die gerade für die Architektonik einer Gruppe bestimmend sind, können an der Larve überhaupt nicht, wegen zu geringer Spezialisierung der Elemente, angedeutet sein; die Entwicklung aus einer Zelle gestattet nur ein successives Auseinandertreten der verschiedenen Anlagen, bedingt also ein einheitliches Organisationsbild, wenngleich natürlich auch sekundär noch Vereinfachungen hinzukommen können (z. B. Segmentverschmelzungen bei Arthropodenlarven u. a.). Man darf deshalb eigenartige Ausbildungsweisen der fertigen Tiere nicht ohne weiteres als Degenerationserscheinungen deshalb hinstellen, weil sie sich an der Larve nicht bemerkbar machen. Die Larve stellt den Entwurf, das ausgebildete Tier dagegen ein fertiges Kunstwerk dar. Am Entwurf kommen, wie man sich ausdrücken kann, die Intentionen der Natur, die auf die Zeugung immer höher organisierter Tierformen hinarbeiten, reiner zum Ausdruck, als am Kunstwerk, das mühevoll aus spröderem Material, unter vielfacher Anpassung an dieses, herausgemeisselt werden muss.

Es werden noch eine Anzahl interessanter Beispiele bei Betrachtung der Tierreihe zu besprechen sein, wo auch die Larve eine höhere Bildungsstufe als das ausgebildete Tier zum Ausdruck bringt. In Hinsicht auf alle diese Fälle lässt sich dem Grundgesetz Häckel's eine andere Anschauung gegenüber stellen. Jenes lautet: „Die Ontogenie (Keimesgeschichte) ist eine kurze Wiederholung der Phylogenie (Stammesgeschichte).“ Selbstverständlich muss das in gewissem Sinne zu Recht gelten, da sowohl die Ontogenese wie die Phylogenese ein Weg vom Einfachen zum Komplizierten ist. Auch müssen notwendigerweise die Hauptzüge der Organisation in der Ontogenese gewahrt erscheinen, da das befruchtete Ei potentiell bereits den ganzen fertigen Organismus repräsentiert und deshalb keinen Entwicklungsgang einschlagen kann, der nicht mit den gegebenen Mitteln durchführbar erscheint. So wird z. B. das Enteroderm einer Trochophora niemals Kiemen oder eine Chorda entwickeln können, da seine Elemente viel spezifizierter sind, als die des Enteroderms einer Enterocölierlarve. Dagegen könnte das Auftreten einer Chorda oder chordaartiger Bildungen, sowie von Kiemen, am Enteroderm einer Echinodermenlarve nicht überraschen; denn schon das Protenteron der Cnidarier erscheint potentiell dazu befähigt. Die aus solchen Materialien ableitbare Anschauung lautet: „Die Ontogenese kann Vorläufer der Phylogenese sein.“

Vereinigen wir diese Anschauung mit dem richtigen Kern in Häckel's Gesetz, der bereits von Baer formuliert wurde, so ergiebt sich folgende Erkenntnis: Die Ontogenese jedes Tiers zeigt ein Fortschreiten vom Einfachen zum Komplizierten, wobei nicht selten niedere phylogenetische Stadien rekapituliert, gelegentlich aber auch auf höhere phylogenetische Stadien vorgegriffen, niemals aber die phylogenetische Veranlagung des betreffenden Phylums durchbrochen wird.

Die Annahme einer bestimmt gerichteten, phylogenetischen Veranlagung ist ebensowenig zu umgehen, als die einer ontogenetischen umgangen werden konnte (siehe darüber Näheres am Schluss dieses Abschnittes bei Artentstehung). Die neuen Formen treten auf aus-

gelöst durch bestimmte Bedingungen, nicht aber als Differenzierungsprodukte langsam sich ändernder Bedingungen oder gar als Resultat einer natürlichen Züchtung. An den Larven kann eine neue Entwicklungsrichtung leichter zum Ausdruck kommen als an den ausgebildeten Formen; sie erscheinen daher nicht selten als Mittelglieder zweier weit von einander abweichenden Formen, zwischen denen Uebergänge vollständig fehlen.

Ctenophora (Rippenquallen).

Die Ctenophoren (Figg. 238, 239) zeigen gleich den Spongien ein Epiderm, Enteroderm und ein aus Protoplerom und Gonade bestehendes Mesoderm; zugleich aber auch eine höhere Differenzierungsstufe der Gewebe und des architektonischen Aufbaus. Ein Mund ist am prostomalen Pol vorhanden und führt in ein einheitliches Verdauungsrohr, bestehend aus dem sekundär angegliederten, vom Ektoderm stammenden Schlund, der einen weiten Sack repräsentiert, und aus dem Enteron, das sich aus dem centralen sog. Trichter und einer grösseren Zahl abzweigender Röhren (Schlund-, Tentakel-, Rippen- und Trichterröhren, sog. Gefässe) zusammensetzt. Als Urmund ist die Eingangsstelle in das Enteron zu bezeichnen. Die Trichterröhren steigen zum apicalen Pol empor und münden hier aus. An allen Röhren finden sich porenartige Oeffnungen (Wimperrosetten), welche in das gallertige Protoplerom münden. Sowohl für die apicalen Ausmündungen der Trichterröhren, als auch für die Wimperrosetten, giebt es nichts Vergleichbares bei den höheren Pleromaten; sie lassen sich aber mit Einrichtungen der Spongien vergleichen. Den Trichteröffnungen entsprechen, der Lage nach, die Oscula; beiderlei Oeffnungen liegen am apicalen Pole und stellen Ausmündungen des Enterons, durch welche flüssiger Inhalt desselben ausströmt, vor. Die Wimperrosetten sind gleichermassen Ausströmungsöffnungen des Enterons und erinnern daher an die Kammerostien der Schwämme. Nach CHUN geben sie Nahrungssäfte an die Gallerte ab. Man müsste sich vorstellen, dass das gesamte ableitende Kanalsystem bei den Ctenophoren unterdrückt wäre, während der Schlund auf das

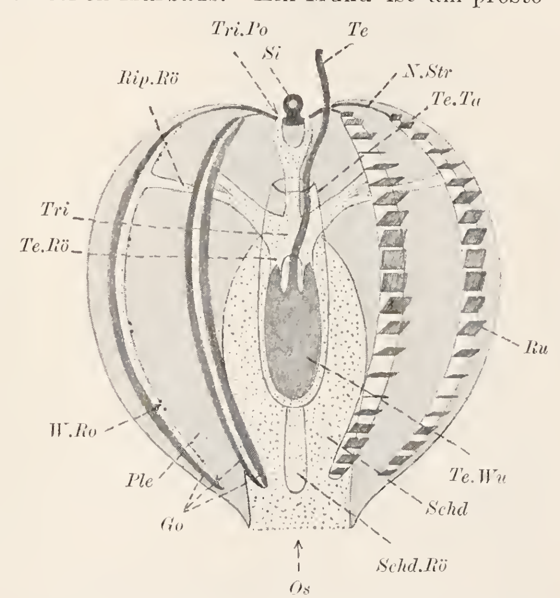


Fig. 238. Schema einer Ctenophore. *Os* Mund, *Tri.Po* Trichterröhrenpore, *Tri* Trichter, *Schd* Schlund, *Schd.Rö* Schlundröhre, *Ri.Rö* Rippenröhre, *Te.Rö* Tentakelröhre, *Te* Tentakel, *Si* Sinneskörper, *N.Str* Nervenstreifen, *Ru* Ruderplättchen einer Rippe, *Te.Ta* Tentakeltasche, *W.Ro* Wimperrosette, *Go* Gonade, *Ple* Plerom, *Te.Wu* Tentakelwurzel.

zuführende System zurückgeführt werden könnte. Auch die reiche Gliederung des Enterons und die radiale Anordnung der abzweigenden Röhren lässt sich von den Verhältnissen der Spongien ableiten. Alle Enteromeren haben sich zu einem Ganzen vereinigt, das aber noch in auffällig reicher und regelmässiger Weise verzweigt ist; jedenfalls hat die Gliederung mit der der Anthozoen gar nichts zu thun und das Enteroderm ist ausserdem von einer Eintönigkeit, die gleichfalls an die Spongien erinnert. Wir finden nur Nutrocyten; die dicht anliegenden Muskel- und Genitalzellen (siehe unten) sind als angelagerte Elemente des Mesoderms aufzufassen.

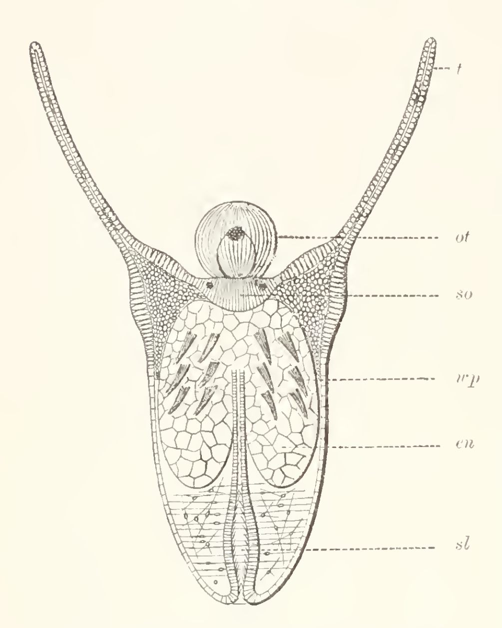


Fig. 239. Larve einer Ctenophore (*Cestus*) nach KOWALEVSKY, etwas schematisiert. *t* Tentakel, *ot* Gehörorgan, *so* Scheitelorgan, *wp* die Reihen von Wimperplättchen, *en* die vier Endodermsäcke, *sl* Schlund. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

Das Epiderm ist hoch differenziert, mit einem Nervenplexus ausgestattet, und vermittelt durch Ausbildung mächtiger Wimperstreifen (Rippen), neben denen eine schwache diffuse Wimperung vorkommen kann, die Lokomotion. Die Lokomotionsfähigkeit unterscheidet die Ctenophoren auffällig von den Spongien; doch liegt eine interessante Uebereinstimmung zu den Spongienlarven vor, da auch die Ctenophoren mit dem prostomalen Pole voran schwimmen. Manche Ctenophoren benutzen (*Lampetia*, *Cteno-* und *Cöloplana*) ihre Mundfläche zum Kriechen auf dem Boden. Der apicale Pol ist als Sinnescentrum entwickelt und zeigt in seiner Ausstattung mit einem statischen Organ, paarigen, flachen Flimmergruben (Polplatten), die als Geruchsorgane gedeutet werden können, und mit Pigmentflecken Beziehungen zu den Turbellarien. Eine spezifische Bildung der Ctenophoren sind die soliden paarigen Tentakeln, deren Epiderm gleichfalls reich differenziert ist (Greifapparate; über die Achse siehe unten).

Das Mesoderm besteht allein aus Protoplerom und Gonaden. Die Ableitung der letzteren ist noch nicht völlig sichergestellt, doch sprechen die Befunde (siehe im speziellen Teil) für die Ableitung vom Mesoderm unter zeitiger Anlagerung von Keimzellen an die Rippenröhren. Vor allem nachdrücklich sprechen dafür die Befunde WILLEY's an *Ctenoplana korotneffi*, nach denen die allein beobachteten Hoden zwar im Umkreis von Enterondivertikeln gelegen, aber durch eine eigene Grenzlamelle von diesen getrennt und mit eignen Ausführungsgängen versehen sind. Bei Berücksichtigung aller Befunde wird man an die Spongien gemahnt, bei denen die Genitalzellen mesodermaler Entstehung sind, aber die Neigung zeigen (*Sycon* z. B.) sich in dichter

Anlagerung an das Enteroderm zu entwickeln. Die Gonaden selbst repräsentieren im allgemeinen langgestreckte Zellwülste und bestehen allein aus den Propagationsherden.

Das Protoplerom enthält in einem weichen Enchymgewebe Muskelfasern diffus eingelagert, die in manchen Fällen (*Beroë*) eigenartig ausgebildet sind und an die Fasern der Arthropoden und Vertebraten erinnern. Sowohl dem Epiderm, wie auch dem Stomoderm und Teilen des Enteroderms, sind einfach struierte, typische glatte Muskelfasern innig angelagert, deren Herkunft vom Protoplerom nicht sicher nachgewiesen, aber in Hinsicht auf die vielfach ersichtliche Neigung der pleromalen Fasern, sich den Epithelien anzugliedern, ferner, bei spezieller Berücksichtigung des Enteroderms, in Hinsicht auf die Monotonie dieses Epithels und die bereits besprochene Ableitung der innig angeschmiegten Genitalzellen vom Mesoderm, anzunehmen ist. Das Protoplerom entsteht durch Zellauswanderung aus dem larvalen Ektoderm am Urmundrande, aber wohl auch an anderen Körperstellen; die von Metschnikoff angegebenen Mesodermanlagen, die sich vom sog. Entoblast abgliedern sollten, sind nichts anderes als die Anlagen der Tentakelröhren, wie von Hatschek bei *Cydippe* festgestellt wurde (unpublizierte Befunde). Gesonderte Protopleromherde erhalten sich dauernd an der Basis der Tentakeln (Tentakelwurzeln) und liefern die muskulösen Tentakelachsen. Im Protoplerom kommen Nervenzellen vor, deren Ableitung unbekannt ist.

Wie bei den Spongien ist eine bipolare Hauptachse vorhanden, die durch den Mund und Sinnespol geht. Während aber bei jenen eine beliebige Anzahl von Nebenachsen rechtwinklig zur Hauptachse gelegt werden können, sind hier nur zwei ausgeprägt, die als sagittale und laterale bezeichnet werden. Die Spongien sind vielstrahlig radialsymmetrisch, die Ctenophoren zweistrahlig radialsymmetrisch gebaut. Die sagittale Symmetrieebene geht durch die Polplatten, die laterale durch die Tentakeln. Am auffälligsten markiert sich die zweistrahlige Symmetrie am Verdauungsrohr. Der Schlund ist in der Richtung der Lateralebene abgeplattet; auf diese Ebene beschränken sich die Tentakelröhren und Schlundröhren, während die acht Rippenröhren, entsprechend den Rippen, gleichmässig verteilt sind.

Dyskineta.

An einer, wenn auch entfernten, verwandtschaftlichen Beziehung der Ctenophoren zu den Spongien ist nicht zu zweifeln; dagegen bleiben die Unterschiede zu den Cnidariern, die dort besprochen werden, unüberbrückbar. Der Unterschied zu den Spongien liegt in grösserer Einheitlichkeit des Baues, in reicherer histologischer Differenzierung und im Lokomotionsvermögen; alles dieses bedeutet aber nur einen Entwicklungsfortschritt, keinen prinzipiellen Gegensatz. In Hinsicht auf den Mangel einer Gliederung des Protopleroms, auf den Mangel scharf gesonderter, grösserer Nervencentren und der Nieren, auf die primitive Beschaffenheit der Gonaden und auf die Persistenz der larvalen Hauptachse sind die Spongien und Ctenophoren gemeinsam den übrigen Pleromaten (Zygoneuren oder Plerocöliern) gegenüber zu stellen. Für die Wahl einer Bezeichnung der neu aufzustellenden Gruppe ist vor allem die eigenartige Bewegungsweise, bez. der Mangel einer solchen, massgebend. Die Spongien bewegen sich larval, die Ctenophoren dauernd, nur durch Wimperung; Lokomotion durch Muskelkontraktion spielt nur bei einigen bemerkenswerten Ctenophoren (*Cteno-* und *Cöloplana*, bis zu einem gewissen Grade auch *Lampetia*)

eine Rolle. Diese primitiven Zustände rechtfertigen die Bezeichnung *Dyskineta* (die Schwerbeweglichen) für beide Gruppen gemeinschaftlich.

Plathelminthes (Platodes, Plattwürmer).

Mit den Plathelminthen (Fig. 240) beginnt die Reihe der höheren Pleromaten, die mit HATSCHEK als Zygoneuren oder, wegen der Ausbildung von Cölarräumen, als Plerocölier zusammenzufassen sind.

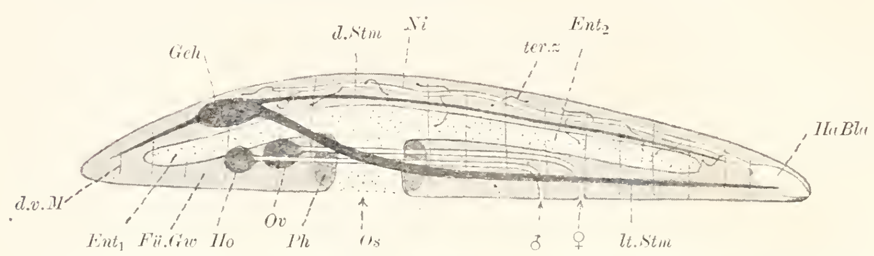


Fig. 240. Schema eines Turbellars. *Os* Mund, *Geh* Gehirn, *lt.Stm* lateraler Markstamm, *d.Stm* dorsaler, schwacher Markstamm, Ent_1 ein vorderer, Ent_2 ein hinterer Darmschenkel, *Ph* Pharynx, *Ni* Niere, *ter.z* Terminalzelle, *Ha.Bla* Harnblase, *d.v.M* dorsoventrale Muskelfasern, *Fü.Gw* Füllgewebe, *Ho* Hoden, *Ov* Ovarium, ♂ männliche, ♀ weibliche Genitalöffnung.

Hauptunterschiede zu den Dyskineten sind die reiche Entwicklung der Muskulatur und ihre Verwendung zur Lokomotion, ferner die Ausbildung einer neuen Hauptachse. Der prostomale Pol des Körpers wird zur Mund-, bez. Bauchfläche; der apicale Pol verlagert sich einseitig innerhalb der Sagittalebene und bestimmt dadurch das Vorderende, während das entgegengesetzte Ende zum Hinterende und die ursprüngliche kleine apicale Fläche zur Rückenfläche wird. Die neue Hauptachse verläuft parallel zu Bauch- und Rückenfläche, welche beide sich mehr und mehr verlängern; sie leitet sich ab von der Sagittalachse der Ctenophoren. Die primäre Hauptachse verliert völlig an Bedeutung, je mehr Scheitelpol und Mund sich dem Vorderende nähern. Als Frontalebene bezeichnet man eine durch die Hauptachse gehende Längsebene parallel zur Bauch- und Rückenfläche. Sie ist für die Symmetrie des Körpers bedeutungslos, ihre Einführung aber wichtig für die allgemeine Orientierung. Nur durch die neue Hauptebene (Sagittalebene) wird der Körper in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt. Man redet nun nicht mehr von biradialer, sondern von bilateraler Symmetrie und bezeichnet mit HATSCHEK alle Tiere mit sekundärer Hauptachse als *Heteraxonia* oder *Bilateria*.

Bilateria.

Der Uebergang vom radialen zum bilateralen Bau vollzieht sich bei den Turbellarien ganz allmählich. Zunächst wahrt noch der Mund ventromediale Lage und auch der Scheitelpol liegt nur wenig gegen vorn verschoben (manche Polycladen). Das Enteron, welches vom kurzen stomodaealen Schlund entspringt, besteht aus ziemlich gleichmässig entwickelten, zahlreichen und radial gestellten Aesten (Schenkel (Fig. 241)), von denen die hinteren etwas an Stärke überwiegen. Gleiches gilt für die Verzweigung des Nervensystems, das am Scheitelpol ein gesondertes Gehirn bildet (Fig. 242), von dem zahlreiche radiale Markstämme abgehen. Nur die Gonaden, die gerade bei den Plathelminthen in erstaunlicher Komplikation auftreten, sind im männlichen

Geschlecht stets ausgesprochen bilateral symmetrisch verteilt, im weiblichen oft unpaar, dann aber in die hinter dem Mund gelegene Körperregion verschoben. Wie die Ctenophoren sind auch die Platoden Hermaphroditen. An die Ctenophoren gemahnt noch die spezielle Ausbildung des

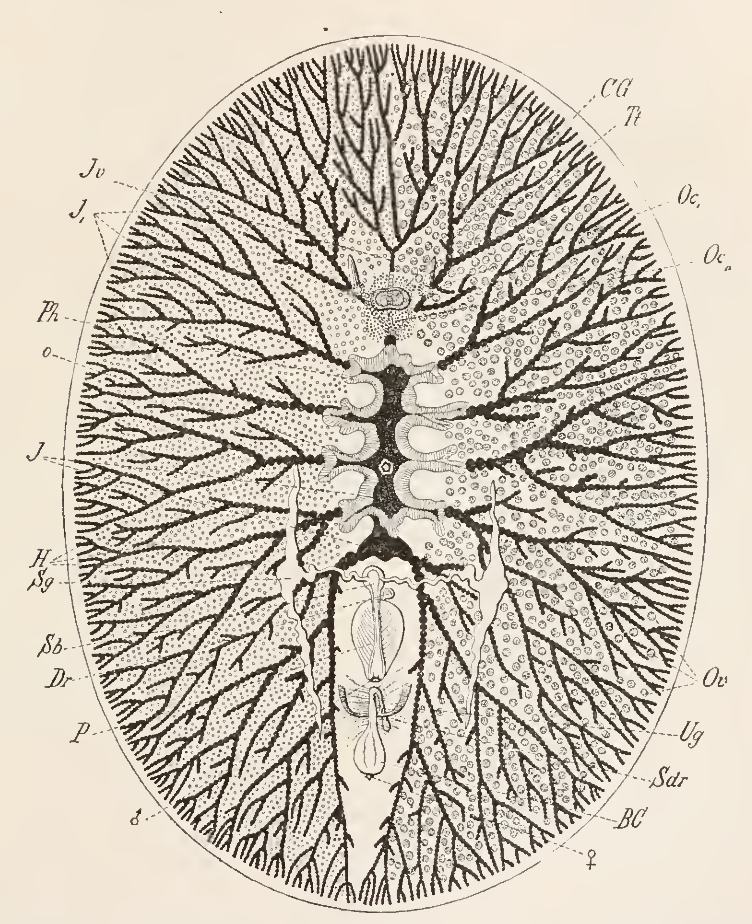


Fig. 241. Organisation einer Polyclade (*Planocera*), von der Bauchseite gesehen; die rückenständigen Tentakel (*Tt*) sind aber durchschimmernd dargestellt; links sind nur die Hodenbläschen (*H*), rechts nur die Ovarien (*Ov*) eingetragen, nach LANG. *o* Mund, *Ph* Pharynx, *J* Darm, *J,* periphere Darmäste, *Jv* vorderer, über das Gehirn hinwegziehender Darmast, *CG* Cerebralganglion, *Tt* Rückententakel, *Oc,* Hirnhofaugen, *Oc,,* Tentakelhofaugen, *Ov* Ovarien, *Ug* Uterusgänge, *Sdr* Schalendrüsen, *BC* Bursa copulatrix, ♀ weibliche Geschlechtsöffnung, *H* Hoden, *Sg* Samengänge, *Sb* Samenblase, *Dr* drüsiger Anhang, *P* Penis, ♂ männliche Geschlechtsöffnung. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

Scheitelpols als Sinnescentrum, da hier ausser dem Gehirn ein Otolithenbläschen, Augen und Wimpergruben (Geruchsorgane) vorkommen.

Das Protopleroni hat sich in Ektopleura, Entopleura, Mesopleura und Plerom gesondert (Fig. 243); auch eine Gono- und Nephropleura kommt vor. Erst durch das Auftreten des Hautmuskelschlauches ist ausgiebige, nicht an die Wimperung gebundene, Bewegung ermöglicht; doch blieb die Wimperung bei den Turbellarien erhalten und zeigt

larval sogar manche Aehnlichkeit mit der der Ctenophoren in Ausbildung von Plättchenreihen. Das gleiche gilt übrigens auch für jüngste Larvenstadien von Anneliden; ferner macht die an die Ctenophoren gemahnende Ausbildung des Scheitelpols als Sinnescentrum ein bedeutungsvolles Merkmal aller Zygoneuren aus. Die Mesopleura ist gleichfalls ein sehr wichtiger Charakter der Zygoneuren, der, wie es scheint, bereits bei *Ctenoplana* andeutungsweise vorliegt. Sie besteht aus dorsoventralen und transversalen Muskelzügen, von denen die ersteren auch bei Nemertinen und Anneliden, die letzteren vor allem bei Polychäten, Arthropoden und Mollusken eine grosse Rolle spielen.

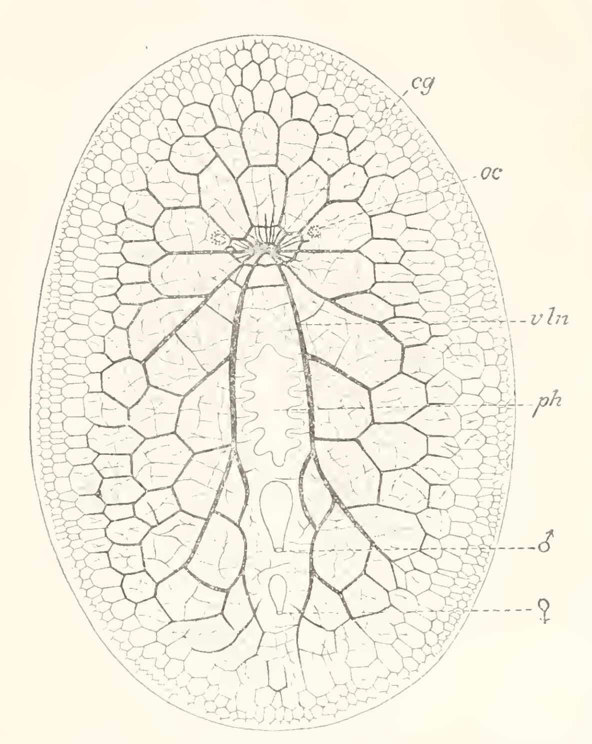


Fig. 242. Centralnervensystem und ventraler Nervenplexus einer Polyclade (*Planocera*), nach LANG. *cg* Cerebralganglion, *oc* Augen an der Tentakelbasis, *vln* ventraler Längsnerv, *ph* Pharynx, ♂ männliche, ♀ weibliche Geschlechtsöffnung. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

Die Bilateralität prägt sich bei den Turbellarien fortschreitend mehr und mehr aus, indem die Darmäste und Markstämme ungleich werden (Fig. 244). Die Darmschenkel beschränken sich zunächst auf drei, von denen die beiden nach rückwärts gewendeten minder reich verzweigt sind (Tricladen); bei Verlagerung des Mundes bis ans Vorderende entfällt der vordere Schenkel ganz (Trematoden). Ein einfacher Darm kommt den Rhabdocölen zu; bei den Acölen und Cestoden fehlt er sekundär ganz. Von den Markstämmen entwickeln sich besonders zwei auffallend stark, die vom Gehirn gegen rückwärts in seitlicher, oft zugleich ventraler, Lage verlaufen; daneben giebt es noch eine variable Zahl schwächerer Stämme. Alle Stämme liegen profund, also von der Bildungsstätte abgelöst und tief in den Hautmuskelschlauch eingesenkt; es stellt das einen spezifischen Charakter der Plathelminthen vor. — Die neu auftretenden Nieren, welche Protonephridien vorstellen, zeigen von Anfang an bilaterale Ausbildung, da sie aus zwei seitlichen Kanälen bestehen, die oft in eine am Hinterende gelegene Harnblase ein- und mittelst derselben ausmünden.

Die Ontogenese der Plathelminthen schliesst sich, soweit sie bekannt ist, eng an die der übrigen Zygoneuren, in Hinsicht auf die vielfach deutlich hervortretende Radialsymmetrie aber auch an

die der Ctenophoren, an (Fig. 245). Besonders bedeutungsvoll scheint die Entwicklung des Enteroderms, das bereits bei den ersten Furchungsteilungen gesondert vorliegt und mit der Bildung des Mesoderms gar nichts, wie ja auch bei den Spongien und Ctenophoren, zu thun hat. Die Furchung ist eine sog. determinierte, da schon die ersten beiden Furchungszellen inäquipotentiell veranlagt sind. Das gilt ganz allgemein für die Zygoneuren, und ebenso für die Ctenophoren. Bei vielen höheren Zygoneuren lassen sich auch andere Organe, wie Teile des Nervensystems, der Muskulatur, die Gonaden, auf bestimmte Zellen des Keims zurückführen, die als Teloblasten der Organe (Neuroblasten, Plerosomoblasten, Propagoblasten) zu bezeichnen sind; die ganze Entwicklung erscheint aufgelöst in Organbildung und von sog. Keimblättern ist wenig nachweisbar.

An der jungen Larve ist radiale Symmetrie deutlich ausgeprägt. Sie zeigt sich in der speziellen Ausbildung des Scheitelpols mit seinen Sinnesorganen und Nervenmassen; in der Ausbildung des präoralen Wimperkranzes (Fig. 246), der seiner Entstehung nach an die Rippen der Ctenophoren erinnert; vor allem aber in der für die Turbellarien charakteristischen Anlage des Füllgewebes, das aus vier radial zum Scheitelpol gestellten, von den ektodermalen Mikromeren (Lang) sich ableitenden Zellstreifen (primäre Plerosomen) stammt. Die primären Plerosomen verschmelzen sekundär mit einander und lösen sich später vollständig auf; es bleibt fraglich, ob Muskulatur auch durch Auswanderung von Ektodermzellen an anderen Stellen (sog. Mesenchymbildung, besser als diffuse Füllgewebsbildung zu bezeichnen) entsteht. Für die Anneliden ist eine solche diffuse Entstehung vielfach erwiesen (E. Meyer u. a.); hier, und

Primäre Plerosomen.

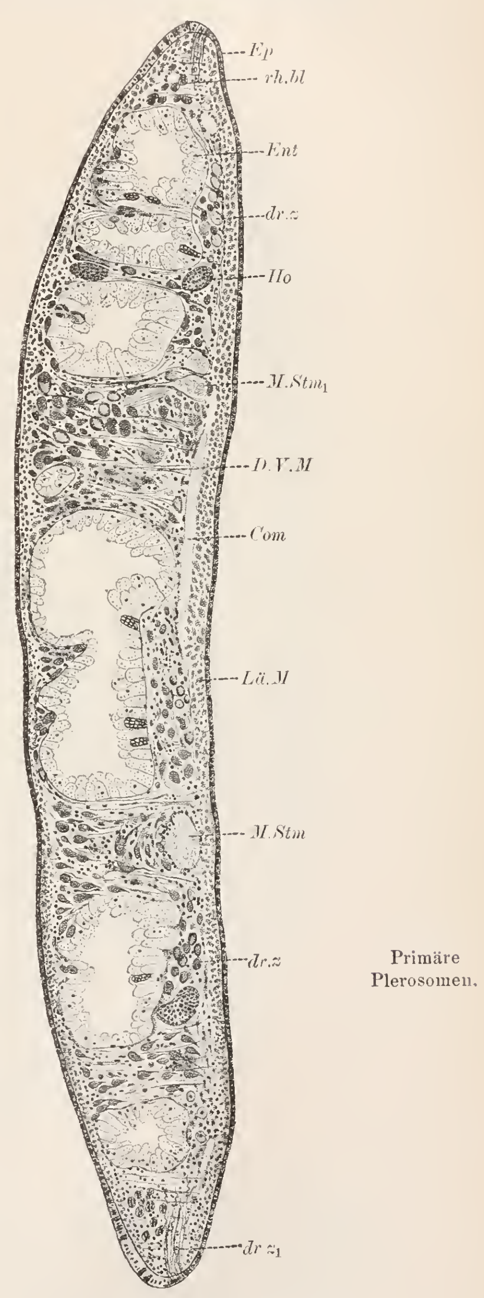


Fig. 243. *Dendrocölum lacteum*, Querschnitt. *Ep* Epiderm, *Ent* Enteroderm, *Ho* Hodenbläschen, *Lä.M* Längsmuskulatur, *D.V.M* Dorsoventralmuskulatur, *M.Stm* Markstamm, *M.Stm*$_1$ desgl., von dorsoventralen Muskelfasern durchsetzt, *Com* Commissur, *rh.bl* Rhabditenbildungszellen, *dr.z* Drüsenzellen, *dr.z*$_1$ sog. Kantendrüsenzellen.

ebenso bei Mollusken und manchen Crustaceen, fehlen aber gewöhnlich radial gestellte primäre Plerosomen [1]); dagegen treten paarige sekundäre

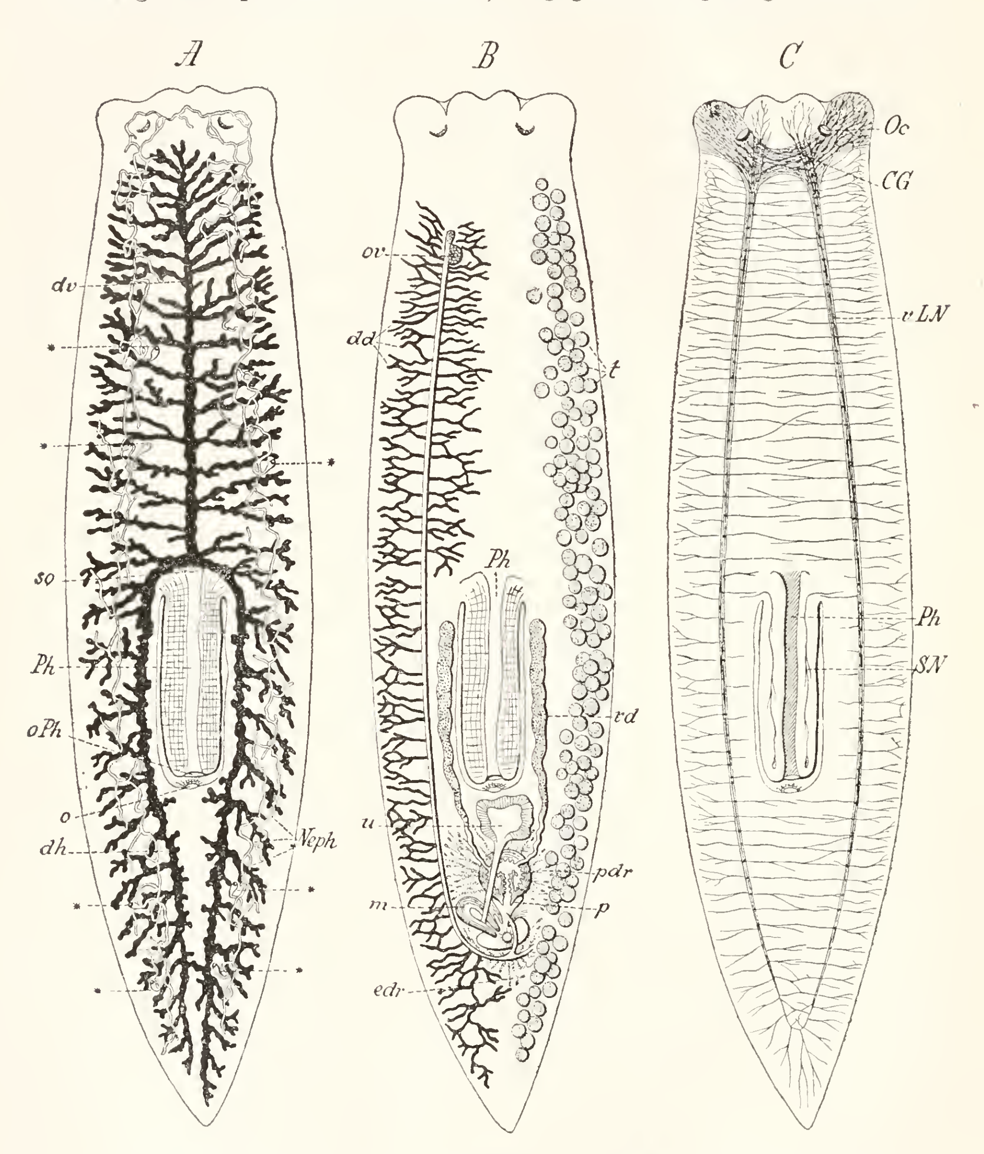


Fig. 244. Organisation von *Planaria*, nach JIJIMA. A Darmkanal und Exkretionsapparat. *o* Mund, *Ph* Pharynx, *oPh* dessen äussere Mündung, *so* dessen innere Mündung (Schlundpforte), *dv* vorderer unpaarer Darmschenkel, *dh* hintere paarige Darmschenkel, *Neph* Nephridien in ihren Hauptverästelungen, * deren äussere rückenständige Mündungen. B Geschlechtsapparat, rechts ist nur der Hoden, links nur Ovarium, Dotterstöcke und deren Ausführungsgang dargestellt. *ov* Ovarium, *dd* Dotterstöcke, *u* Uterus. *m* muskulöser Sack, *t* Hoden, *vd* Vas deferens, *pdr* Prostatadrüsen, *p* Penis. C Nervensystem. *CG* Cerebralganglion, *Oc* Cerebralaugen, *vLN* ventraler Längsnerv, *SN* Schlundnerv. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

[1]) Sie kommen z. B. bei *Crepidula* (Mollusken, CONKLIN) und Capitelliden (Anneliden, EISIG) vor.

Plerosomen, sog. Mesodermstreifen, auf, über die in den entsprechenden Kapiteln berichtet wird.

Höchst wahrscheinlich gehen die Gonaden aus den primären

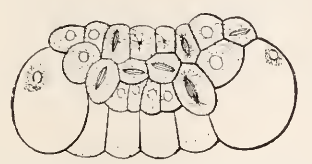
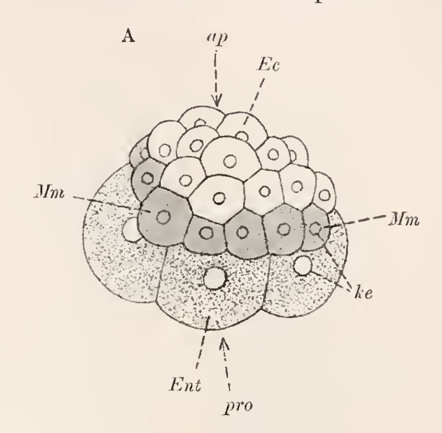


Fig. 245. Stadium aus der Entwicklung einer Ctenophore (*Callianira*) nach METSCHNIKOFF. Vorgeschrittenes Furchungsstadium von der Seite gesehen, mit kleinen, plasmareichen Ektodermzellen (mehrfach Teilungsfiguren in denselben), und grossen, hellen, dotterreichen Endodermzellen. Aus dem Lehrbuche von HATSCHEK.



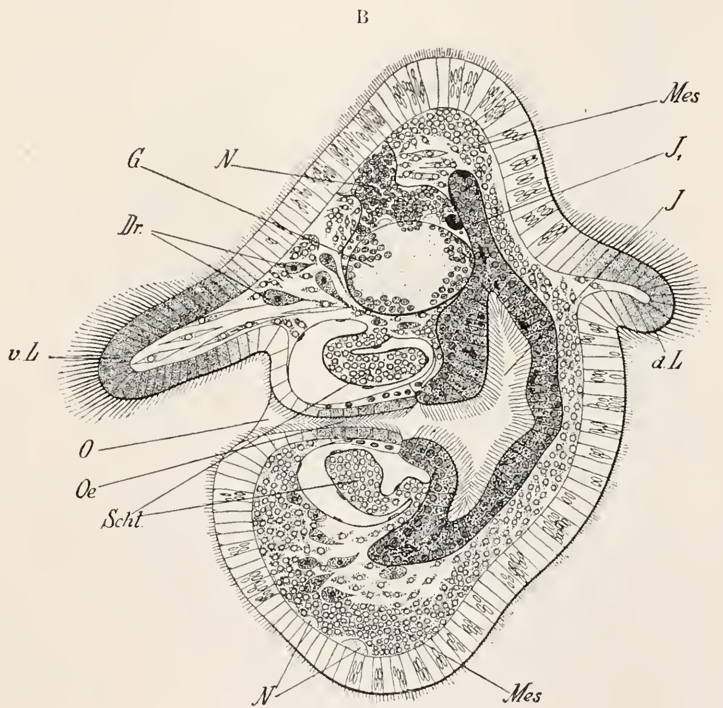


Fig. 246. Turbellarienentwicklung. A Blastula von *Discocelis tigrina*, nach LANG aus KORSCHELT u. HEIDER. *ap* apical, *pro* prostomal, *Ec* Ektoderm, *Mm* Mesoderm, *Ent* Enteroderm, *ke* Kerne. B Längsschnitt durch eine junge Cotyleenlarve (Thysanozoon), nach LANG aus HATSCHEK. *O* Mund, *Oe* Speiseröhre, *Schl* Pharynx, *J* Chylusdarm, *J,* dessen vorderer, das Gehirn überdeckender Ast, *G* Cerebralganglion, *N* Nerven, *Mes* mesodermale Gebilde, *Dr* Drüsen.

Plerosomen hervor. Ihr Epithel wird, zweifellos mit Recht, dem Cölothel der Anneliden homologisiert, wenngleich auch die Genese eine

etwas abweichende ist, was mit dem Mangel sekundärer Plerosomen zusammenhängt (siehe aber auch bei Mollusken). Die Gonadenbläschen und -schläuche repräsentieren also Cölarräume und es ergiebt sich daraus die Berechtigung, die Plathelminthen. bez. alle niederen Würmer, trotz Mangels eines Cöloms (siehe bei Organologie), unter den systematischen Begriff der Plerocölier aufzunehmen.

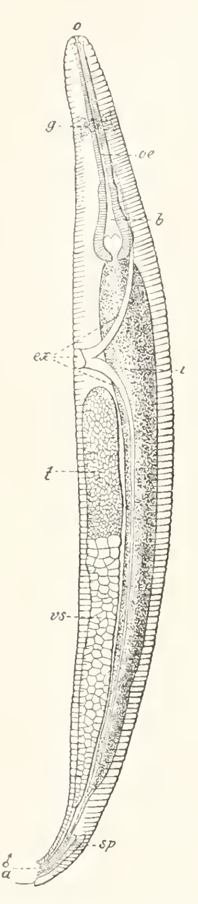


Fig. 247. Uebersicht der Organisation von *Oxyuris diesingii*, Männchen, aus der Küchenschabe (nach Bütschli). *o* Mund, *oe* Oesophagus, *b* dessen Bulbus, *i* Darm, ♂*a* After und männliche Genitalöffnung, *g* Ganglienring, *ex* Exkretionskanäle, *t* Hoden, *vs* Vesicula seminalis, *sp* Tasche für das Spiculum. Aus dem Lehrbuch von Hatschek.

Nemathelminthes (Rundwürmer).

Die systematische Stellung der Nemathelminthen ist noch in mancher Hinsicht unaufgeklärt. Zwar an der Zugehörigkeit zu den Zygoneuren ist nicht zu zweifeln, wie sich am deutlichsten aus der Entwicklungsgeschichte. die mit ausgesprochen determinierter Furchung (siehe Platoden) verbunden ist. ergiebt. Indessen bleiben in jeder andern Hinsicht Fragen offen, die noch der Erledigung harren. Die Nemathelminthen (Fig. 247) sind typische Bilateraltiere mit vorderem Mund und hinterem After. Beide Oeffnungen können infolge von Rückbildung des Darmes fehlen. wie es vor allem bei den Acanthocephalen der Fall ist; der Besitz des Afters bedeutet einen wesentlichen Fortschritt in Hinsicht auf die morphologische Differenzierung gegenüber den Plathelminthen (siehe bei Anneliden). Das Verdauungsrohr entbehrt jeglicher Verzweigung und ist sehr eintönig ausgebildet; ein Stomodäum ist als Oesophagus von bemerkenswerter Struktur vorhanden. Gleichfalls sehr bemerkenswert ist die Struktur des Epiderms. das eine mächtige Cuticula bildet. Nach mehrfachen embryologischen Befunden (Bütschli, Zur Strassen) soll sich an der Bildung der sog. Subcuticula Füllgewebe beteiligen und das eigentliche Epiderm, unter Degeneration der Kerne, in die unterste Cuticularschichte eingehen. Zweifellos ist Füllgewebe ins Epiderm eingelagert und bedingt vor allem die Ausbildung der Seiten- und Medialwülste; jedoch müssen auf die Deckzellen die subcuticularen Stützfasern zurückgeführt werden. Im Epiderm, und zwar in den genannten Wülsten, liegt ferner das Nervensystem und die Niere. Ersteres bildet in der Hauptsache einen dorsalen und einen ventralen Stamm (Fig. 249), die sich hinter dem Mund zu einem Schlundring vereinigen; ein eigentliches Gehirn fehlt. Die Niere besteht aus paarigen blind geschlossenen Kanälen ohne Solenocyten; sie weicht demnach stark im Bau von der Platodenniere ab; da indessen als wesentlicher Charakter des Protonephridiums der Mangel einer Verbindung mit der

Leibeshöhle anzusehen ist, so kann die Nematodenniere als Protonephridium aufgefasst werden.

Sekundäre Plerosomen.

In der Ontogenese der Nemathelminthen tritt zum ersten Mal in der Pleromatenreihe ein neues Moment auf, das bei den höheren Formen immer wiederkehrt. Das Füllgewebe leitet sich, ob in seiner Gesamtheit bleibt fraglich[1]), von zwei sekundären Plerosomen ab, deren Teloblasten aus Makromeren des Keims (Fig. 248) hervorgehen. Die betreffenden Makromeren liefern nicht allein die Plerosomoblasten, sondern auch Enteroblasten; eine derartige Verknüpfung von Enteroderm- und Mesodermanlage zeigen auch andere Zygoneuren (vor allem manche Mollusken). Das entspricht jedoch nicht etwa einer Ab-

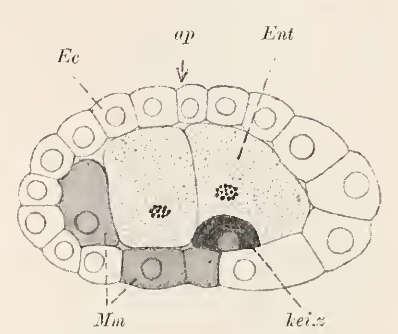


Fig. 248. *Strongylus* gastrula, nach SPEMANN. *ap* apical, *Ec* Ektoderm, *Ent* Enteroderm, *Mm* Mesoderm, *kei.z* Keimzelle (Propagoblast).

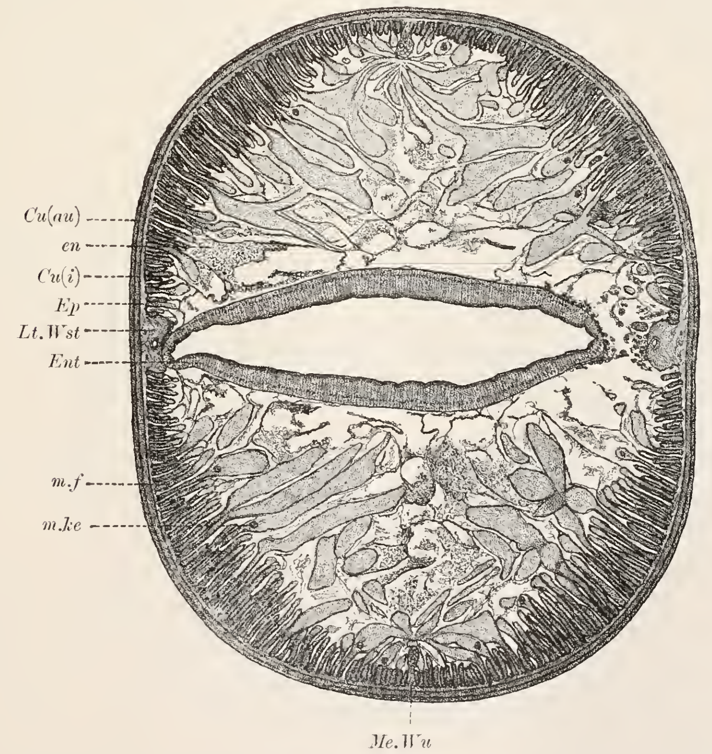


Fig. 249. *Ascaris megalocephala*, Querschnitt. *Cu(au* und *i)* Cuticula, äussere und innere (Faser-)Lage, *Ep* Epiderm, *Lt.Wst* Lateralwulst, *Me.Wst* Medialwulst, *Ent* Enteroderm, *m.f* Muskelfaser, *m.ke* Kern einer solchen, *en* Enchym, von Bindelamellen durchsetzt. An den rechtsseitigen Lateralwulst stossen Zweige einer büschelförmigen Zelle an.

[1]) Siehe im spez. Teil die Mitteilungen über den Oesophagus. Hier sind die Epithelzellen zugleich Muskelbildner, Stomoderm und Mesopleura also nicht gesondert.

leitung des Mesoderms vom Enteroderm, welch letzteres dann als Entoderm zu bezeichnen wäre; es kann vielmehr nur von einer räumlichen Angliederung der in anderen Fällen selbständigen Plerosomoblasten an die Enteroblasten, die sich beide rasch trennen, die Rede sein. Von einem Entoderm könnte erst geredet werden, wenn die Plerosomoblasten aus einem gesonderten inneren Epithele ausschieden. Das ist aber nirgends der Fall. Die weitgehende Zurückverlagerung der Organanlagen auf gesonderte Furchungszellen des Keims bedeutet, wie vielfach noch dargelegt werden wird, eine Vereinfachung und Spezialisierung der Ontogenese. Je mehr diese sich aber in direkte Organentwicklung auflöst und Epithelien, sog. Keimblätter, mit reicher potentieller Veranlagung unterdrückt werden, um so mehr kann der ursprüngliche Charakter verwischt und die Deutung erschwert werden. Daher sind minder spezialisierte Ontogenesen, wie sie in so vielen Fällen den Zygoneuren zukommen, von grösserer Bedeutung für die Erkenntnis des wirklichen Entwicklungsmodus und diese lehren mit grosser Ueberzeugungskraft die innige genetische Verknüpfung des Mesoderms an das Ektoderm.

Die Differenzierung des Füllgewebes ist eine sehr einfache. Nur eine muskulöse Ektopleura kommt zur Sonderung; Muskeln des Darms, sowie eine Mesopleura fehlen. Vor allem der Mangel der dorsoventralen Muskulatur giebt der Nematodenstruktur ein auffallendes Gepräge. Ferner auch der Mangel eines zelligen Bindegewebes. Es ist zwar vielfach ein zartlamellöses Gewebe zwischen der Ektopleura und der Grenzlamelle des Enterons vorhanden, entbehrt jedoch aller Kerne. Trotzdem müssen wir dasselbe als sekundäres Plerom bezeichnen, das bei der Entwicklung kernlos wurde und in dem durch Schwund die Leibeshöhle lokal zur Entwicklung kommt. Die sehr einfach gebauten Gonadenschläuche sind, wie bei den Plathelminthen, als Gonocöls aufzufassen; sie erinnern in ihrem Bau in mancher Hinsicht an die der Arthropoden. Jedem der paarigen langen Schläuche ist endständig eine Keimzelle eingelagert, die sehr zeitig in der Entwicklung gesondert auftritt. Die Nematoden sind getrenntgeschlechtlich. An die Arthropoden erinnert auch das Häutungsvermögen der jungen Tiere (Maupas) in auffälliger Weise.

Auf die Acanthocephalen, die besonders schwierig zu beurteilen sind, kann hier nicht eingegangen werden. Von Wichtigkeit erscheint *Gordius*, dessen äusserer Habitus durchaus nematodenartig ist, der aber im inneren Bau manche Besonderheiten zeigt, die auf Beziehungen der Nematoden zu den Anneliden hinweisen. In erster Linie kommt in Betracht, dass in der Entwicklung ein zelliges Plerom zwischen Ektopleura und Darm auftritt, das jedoch am ausgewachsenen Tiere stark reduziert ist und ausser einem parietalen Cölothel (Vejdovsky) verschieden ansehnliche Verbindungen zwischen Ektopleura und Enteron bildet (Fig. 250). Die hier gegebene Schilderung der Cölothelbildung lässt die Leibeshöhle von *Gordius* der der Nematoden vergleichbar erscheinen. Falls sie zu Recht bestehen sollte, würde die Leibeshöhle von *Gordius* ein Mittelding zwischen primärer Leibeshöhle und Cölom repräsentieren und die Unhaltbarkeit einer scharfen begrifflichen Trennung beider zur Evidenz beweisen (siehe weiter unten noch mehrfache Beispiele).

Bemerkenswert ist bei *Gordius* der Mangel an Exkretionsorganen, ferner die Beziehung der weiblichen Gonade zur Leibeshöhle und die

Ausbildung des Nervensystems als Bauchmark, wie bei den Anneliden. Welche Bedeutung diese Eigenschaften in Hinsicht auf die Verwandtschaft zu den Nematoden besitzen, lässt sich zur Zeit nicht beurteilen. Eine engere Verwandtschaft zu den Anneliden erscheint dadurch nicht begründet, da für die Beziehungen zu den Nematoden der Mangel einer Entopleura, vor allem aber der Mesopleura, schwer ins Gewicht fällt.

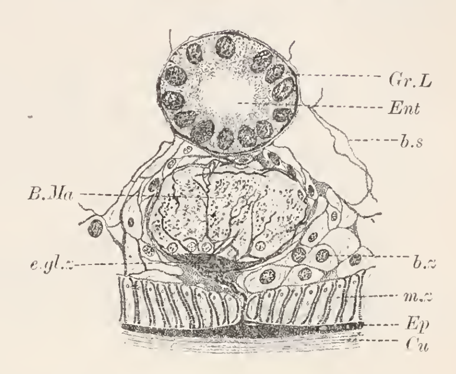


Fig. 250. *Gordius aquaticus*, ventrales Stück eines Querschnitts. *Ent* Enteron, *Gr.L* Grenzlamelle desselben, *B.Ma* Bauchmark, *Ep* Epiderm, *Cu* Cuticula, *e.gl.z* epitheliale Gliazelle, *m.z* Muskelzelle, *b.z* nach Art eines peritonealen Endothels angeordnete Bindezellen, *b.s* Bindelamellen.

Nemertinen (Schnurwürmer).

Die Nemertinen (Fig. 251) stellen Zwischenformen zwischen den Turbellarien und Anneliden vor; da jedoch die Scoleciden-charaktere überwiegen und die Annelidencharaktere gewissermassen erst in statu nascendi vorliegen, so sind sie neben den

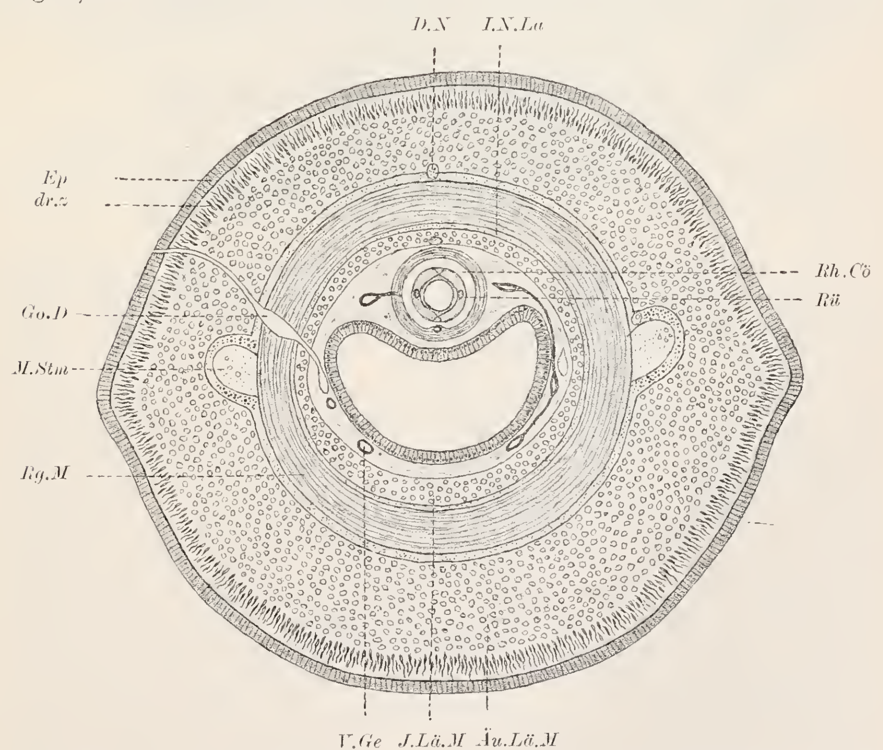


Fig. 251. *Cerebratulus marginatus*, Querschnitt schematisch, nach O. BÜRGER. *Ep* Epiderm, *dr.z* Drüsenzellpackete, *M.Stm* Markstamm, *D.N* Dorsalnerv, an der äusseren Ringnervenlage gelegen, *J.N.La* innere Ringnervenlage, *Äu.Lä.M* äussere Längsmuskulatur, *J.Lä.M* innere Längsmuskulatur, *Rg.M* Ringmuskulatur, *Go.D* Gonoduct, *V.Ge* Ventralgefäss, *Rü* Rüssel, *Rh.Cö* Rhynchocöl. Im Centrum liegt das Enteron, umgeben vom Plerom, in dem eine Blutgefässschlinge eingezeichnet ist.

Plathelminthen und Nemathelminthen zu den Scoleciden zu stellen. Turbellariencharaktere sind zu sehen in der Beschaffenheit des wimpernden Epiderms, in der Persistenz des Pleroms und der Protonephridien; in der Ausbildung und Entwicklung der Nervencentren, die sich in Gehirn und zwei gesonderte laterale Hauptstämme gliedern, welch letztere, nebst einem schwächeren medialen Längsstamm, ebenso wie bei den Turbellarien, vom Gehirn auswachsen; in der radialen Anlage von vier primären Plerosomen, die sekundär verschmelzen und deren vorübergehend auftretende Höhlung in keiner sicher nachweisbaren Beziehung zu den Genitaltaschen steht. Der Nemertinenrüssel leitet sich vom Turbellarienschlunde ab (Bürger).

Beziehungen zu den Anneliden ergeben sich aus folgenden Eigenschaften. Der Darm besitzt einen After. Im Plerom liegen segmental geordnete Cölarräume und Blutgefässe (Fig. 252). Die ersteren werden

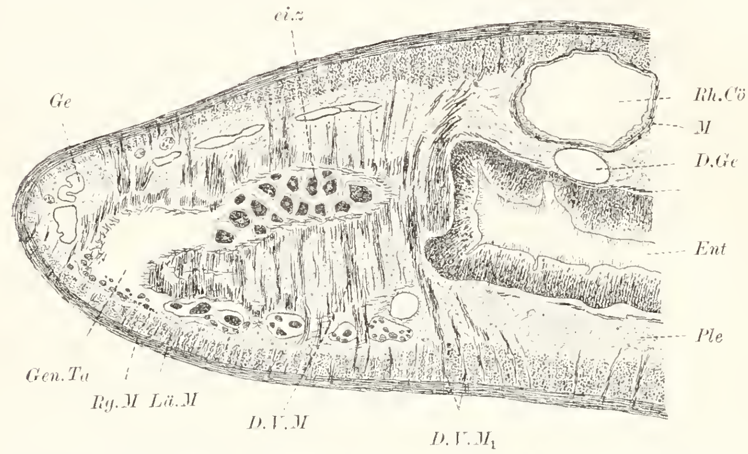


Fig. 252. *Cerebratulus marginatus*, Plerom (*Ple*). *Ent* Enteron (Mittelrohr), *Rg.*, *Lä.*, *D.V.M* Ring-, Längs-, Dorsoventralmuskulatur, *D.V.M₁* dorsoventrale Fasern in die Ektopleura eintretend, *M* Muskulatur in Umgebung des Rhynchocöls (*Rh.Cö*), *Ge* Gefässschlinge, *D.Ge* Dorsalgefäss, *Gen.Ta* Genitaltasche, *ei.z* Eizellen.

als Gonocöls betrachtet und treten bei niederen Formen überhaupt erst bei der Bildung der Geschlechtszellen auf. Indessen weist die segmentale Anordnung, das an die Geschlechtsreife gebundene Auftreten selbständiger Gonodukte, ferner die dauernde Erhaltung der Taschen bei vielen Arten, z. B. *Cerebratulus* (siehe im spez. Teil), auch bei völligem Mangel von Genitalzellen, auf einen Vergleich der Taschen direkt mit dem Cölom der Anneliden hin, wofür schliesslich auch die disseppimentartige Anordnung der dorsoventralen Muskulatur im Bereich der Taschen spricht. Man kann deshalb im Auftreten der Taschen die erste Anlage des Côloms sehen, die ebenso einfach wäre, wie die des Blutgefässsystems, da beide auf den vom Plerom eingenommenen Raum beschränkt bleiben und das Plerom selbst nur in bescheidenem Maasse verdrängen. Hinsichtlich der Ausbildung des Cölothels gelten die gleichen Verhältnisse wie für die Gonodermen der Scoleciden und für das Cölothel von *Gordius*; wir können daher ganz im allgemeinen sagen, dass alle Cölothelien der Scoleciden, zu denen ja auch die Gonodermen gehören, sich aus Elementen des sekundären Pleroms heraus-

differenzieren; die abweichende Bildung des Cöloth els der Anneliden erscheint demgegenüber als eine sekundäre Erwerbung (siehe auch bei Mollusken).

Auffallend ist die innige Lagebeziehung der Nephridien zu den Blutgefässen. Die Nephridien selbst zeigen mehrfache Ausmündungen, welches Verhalten vielleicht eine Vorstufe der Segmentierung darstellt. Noch erwähnt sei die Ausbildung eines spezifischen Cölarraums in der Umgebung des Rüssels (Rhynchocöl), welcher samt der Rhynchopleura aus gesonderter Anlage hervorgeht.

Anneliden (Gliederwürmer).

Von den Anneliden seien zunächst allein die engverwandten Archianneliden (*Polygordius*) und Polychäten (Fig. 253) be-

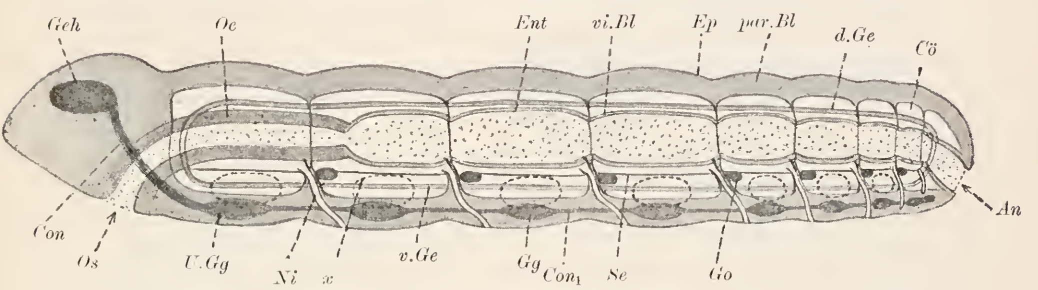


Fig. 253. Schema eines Polychäten. *Ep* Epiderm, *Os* Mund, *An* After, *x* Conturlinie der Parapodien, *Geh* Gehirn, *Con* Schlundconnectiv, *U.Gg* Unterschlundganglion, *Gg* Bauchmarkganglion. Con_1 Connectiv, *Ent* Enteroderm, *vi.Bl* viscerales Blatt, *Oe* Oesophagus, *par.Bl* parietales Blatt, *Se* transversales Septum (Ansatzlinie an Ektosoma), *d.Ge* dorsales, *v.Ge* ventrales Gefäss, *Ni* Niere, *Go* Gonade.

trachtet. Ihr Hauptcharakter liegt in der Gliederung des Körpers in eine Reihe homonomer oder zum Teil auch heteronomer Segmente. Die Heteronomie, auf die hier nicht eingegangen wird, erscheint vor allem durch die Beschränkung der Gonaden auf eine bestimmte Zahl von Segmenten bedingt. Die Metamerie ist äusserlich und innerlich ausgeprägt. Das wesentliche Moment liegt in der Ausbildung des Cöloms (siehe darüber auch bei Organologie ausführliches) (Fig. 254), das von beträchtlichem Umfange ist und aus paarigen, segmental geordneten Säcken besteht, die den Darm umgreifen und deren Endothelien in den dorsalen und ventralen, vielfach reduzierten, Mesenterien aneinander stossen. Ein Plerom fehlt vollständig; die Cölo-

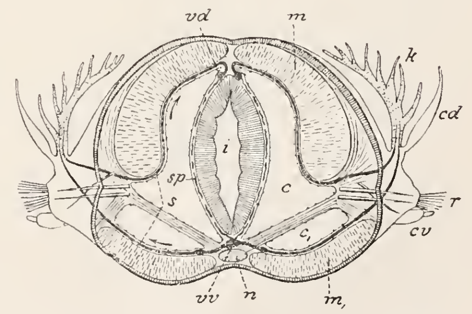


Fig. 254. Querschnitt durch ein Segment mit der Blutgefässverteilung desselben von *Eunice*, nach EHLERS. *k* Kieme, *cd* Cirrus dorsalis, *r* ventrales Ruder, *cv* Cirrus ventralis, *m* dorsales, m_1 ventrales Muskelfeld, *c* Intestinalkammer, c_1 Podialkammer der Leibeshöhle, *i* Darm, *n* Bauchmark, *sp* viscerale Gefässe, *vd* Rückengefäss (paarig); *vv* Bauchgefäss, *s* ektosomatischer Gefässbogen. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

thelien leiten sich direkt von paarigen Plerosomen (Mesodermstreifen) ab, die rasch nach der Anlage sich segmental gliedern (Somitbildung). Jedes Somit entwickelt sich durch Auflockerung des erst kompakten Zelllagers zu einem Cölomsack, dessen Endothel, soweit es nicht indifferenziert bleibt, die Gonaden, die Nierenkanäle und die Haupt-(Längs-)muskulatur der Ektopleura liefert.[1]) Die Plerosomen leiten sich entweder von spezifischen Plerosomoblasten (Polzellen des Mesoderms, Hatschek), oder von terminalen Zellgruppen (*Lopadorhynchus*, Kleinenberg) ab, die, wie jene, am Urmund gelegen sind und von den ektodermalen Makromeren (*Nereis* z. B., Fig. 255) herstammen. Nach E. Meyer und anderen Forschern entsteht das übrige, primär zu nennende, Füllgewebe, also die ektopleurale Ringmuskulatur, die mesopleurale, entopleurale und die vasale Muskulatur, diffus, d. h. an verschiedenen Punkten, vom Ektoderm der Larve aus; bei *Polygordius* fand E. Meyer lokalisierte, sog. adanale, Bildungsherde (über *Capitella* siehe bei Mollusken). Die Gliederung der Plerosomen in Somiten erscheint manchmal bedingt (E. Meyer) durch Einwucherung des primären Gewebes in das sekundäre; auf diese Weise entstehen die Disseppimente, deren Muskulatur auf die dorsoventrale der Scoleciden zu beziehen ist, und die Transversalsepten, deren Muskulatur gleichfalls bei Plathelminthen schon angelegt erscheint, im wesentlichen aber den höheren Zygoneuren zukommt.

Somiten.

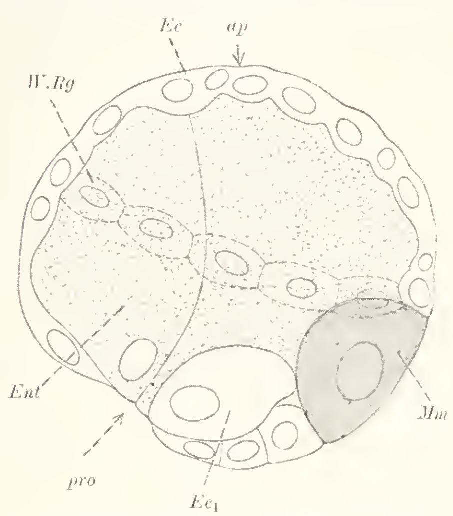


Fig. 255. *Nereis* gastrula. *ap* apical, *pro* prostomal, *Ec* Ektoderm, Ec_1 Oesophagusanlage, *W.Rg* Wimperring (Prototroch), *Ent* Enteroderm, *Mm* Mesoderm. Nach Wilson.

Gleich den Gonaden, die vom Cölothel gebildet werden, sind auch die paarigen, aus derselben Quelle stammenden, Metanephridien segmental angeordnet. Nur bei wenigen Formen (Glyceriden, Phyllodociden, Nephthyiden, Alciopiden: Goodrich) finden sich Protonephridien, die allgemein jedoch der Larve zukommen; sie sind gleichfalls segmental verteilt. Meist entwickelt das Cölothel mehr oder weniger umfangreiche Wimperfalten, die entweder als Nieren- oder

[1]) Diese reiche Veranlagung der Plerosomen ist ein Spezialcharakter der Anneliden, während dagegen bei vielen Arthropoden die Propagocyten gesonderten Ursprungs sind und erst sekundär zu den Gonocöls, die sich vom Cölom abgliedern, in Beziehung treten; während ferner bei den Mollusken, sowohl Nieren, als auch Propagocyten und auch das Gonocöl selbst, aus besonderer Quelle hervorgehen. Im letzteren Falle besteht die Bezeichnung Plerosomen im vollsten Maasse zu Recht, da aus den Streifen nur Füllgewebe entsteht; doch kann der Ausdruck auch auf die Anneliden Anwendung finden, da wohl auch hier die Propagocyten in manchen Fällen gesonderten Ursprungs sein dürften und für die Nieren schon mehrfach entsprechende Angaben gemacht wurden, so dass erneute Untersuchungen in Rücksicht auf die Befunde an den Mollusken erwünscht erscheinen.

Genitaltrichter Verwendung finden oder selbständig bleiben (siehe bei Organologie und weiter unten bei Hirudineen).

Die mit einer oft derben Cuticula versehene Haut ist, entsprechend den Scheidewänden des Cöloms, furchenartig eingezogen; doch beteiligt sich von der Ektopleura nur die Längsmuskulatur, und auch diese nur larval, an der Segmentierung. In jedem Segment entwickelt die Haut, mit Ausnahme der niedersten Formen (*Polygordius*, *Saccocirrus*) paarige seitliche Ausstülpungen, Extremitätenstummel (Chäto- oder Parapodien), welche als Träger von Borsten, Drüsenzellpacketen, Schutzplatten, Tastcirren und oft auch Kiemen von Bedeutung sind und die Lokomotion unterstützen. Die Podialmuskulatur leitet sich allein von der Ringmuskulatur der Ektopleura ab; die Transversalmuskulatur bleibt dabei ganz unbeteiligt und inseriert einerseits ventral neben dem Bauchmark, andererseits lateral in Umgebung der Parapodien. Deutlich ergeben sich daraus die Chätopodien als Vorstufen der Arthropodengliedmaassen (siehe bei Arthropoden). Die transversale Muskulatur gliedert jederseits einen ventrolateralen Teil des Cöloms von einem dorsomedialen; der erstere wird, da er sich auch in die Chätopodien erstreckt, als Podialkammer, der andere, welcher den Darm umschliesst, als Intestinalkammer unterschieden.

Chätopodien.

Das Blutgefässsystem ist reich entwickelt und auf die gesamten Pleuren verteilt. Als Herz fungiert das dorsale Gefäss, in dem sich, wie auch bei den Arthropoden und Mollusken, das Blut von hinten nach vorn bewegt. Im Bauchgefäss strömt es von vorn nach hinten. Ueber die phyletische Entstehung der Blutgefässe siehe bei Organologie im betreffenden Kapitel.

Das Nervensystem besteht aus Gehirn und Bauchmark. Letzteres ist phylogenetisch von beiden seitlichen Hauptstämmen der Platoden und Nemertinen, die es in sich vereint, abzuleiten. Bei vielen Formen (*Saccocirrus*, *Spirographis* u. a.) liegen beide Stämme ziemlich weit getrennt, bei den meisten dicht genähert. Sie sind entweder gleichfalls Markstämme oder gliedern sich in segmentale Ganglien und Konnektive, die in vielen Fällen im Epiderm, in anderen dagegen in der Ektopleura liegen. Ihrer Entstehung nach erscheinen sie vom Gehirn selbständig. Darin jedoch einen Grund gegen die Ableitung des Bauchmarks von den Markstämmen der Scoleciden, welche vom Gehirn auswachsen, zu sehen und das Bauchmark vom Unterschlundganglion der Rotatorien abzuleiten (Eisig), erscheint ebenso wenig berechtigt, wie eine prinzipielle Unterscheidung der Turbellarien- und Annelidenlängsmuskulatur, weil erstere aus primären, letztere aus sekundären Plerosomen (sog. Pädo- und Cölomesoblast) hervorgeht. Diese ontogenetischen Differenzen erscheinen als spezifische Larvencharaktere, die durch die Gesamtheit der Entwicklungsvorgänge bedingt sind; als Variationen des Weges, auf welchem ein in allen Fällen gleichgeartetes Ziel erreicht wird.

Die ersten Entwicklungsvorgänge schliessen sich aufs engste an die der Scoleciden (siehe bei Turbellarien) an und führen vielfach zur Ausbildung einer pelagisch lebenden, charakteristischen Larvenform (Trochophora, Hatschek), die sich über die entsprechenden Larven der Turbellarien (Müller'sche Larve) und der Nemertinen (Pilidium) durch Besitz eines Afters und Nephridiums (Protonephridiums) erhebt. Genaueres über die Trochophora siehe bei Enteropneusten, wo ein Vergleich mit den Larven der Prochordaten durchgeführt

Trochophora.

wird. Aus der Lage der Plerosomoblasten am Urmundrande, welche beim Auswachsen des Wurmes gewahrt bleibt, ergiebt sich ohne weiteres die Ableitung der ganzen Bauchfläche von der prostomalen Fläche der jungen Larve. Der Mund, bez. die Schlundpforte, und der After erscheinen als offen erhaltene Reste des Urmunds; der mittlere Teil des letzteren, der sich beim Wachstum mehr und mehr verlängert, verschliesst sich nahtartig. Längs der Nahtlinie entsteht das Bauchmark, dessen Anlage aus zwei gesonderten Hälften bei *Sigalion* z. B. noch am ausgebildeten Tier durch eigenartige Unterbrechung des Epiderms (Vordringen der Cuticula bis zur Grenzlamelle) markiert bleibt. Die Entwicklung der Bauchfläche bedingt die Ausbildung der sekundären Hauptachse. Zugleich schrumpft der Larvenkörper zu einem vorderen Anhang des Wurms (Kopflappen) zusammen, der durch die Einlagerung des Gehirns charakterisiert ist.

Von den Polychäten und Archianneliden weichen die Oligochäten und Hirudineen in manchen Stücken ab, unter denen der völlige Mangel von Transversalsepten, spez. von Transversalmuskulatur, und die Ausbildung der Gonaden hervorzuheben ist. Extremitätenstummel fehlen wie bei den Archianneliden, die jedoch Transversalsepten besitzen. Die Gonaden, vor allem der Hirudineen, schliessen sich näher an die der Plathelminthen, als an die der Polychäten an, da gesonderte Gonocöls mit eigenen Gonodukten neben dem Cölom vorkommen, nicht das Cölom selbst als Gonocöl funktioniert; da ferner ein Begattungsapparat vorliegt, der den Polychäten ganz fehlt. Als primitives, scolecidenartiges Verhalten muss bei den Hirudineen auch die spärliche Entwicklung des Cöloms und das Vorkommen eines

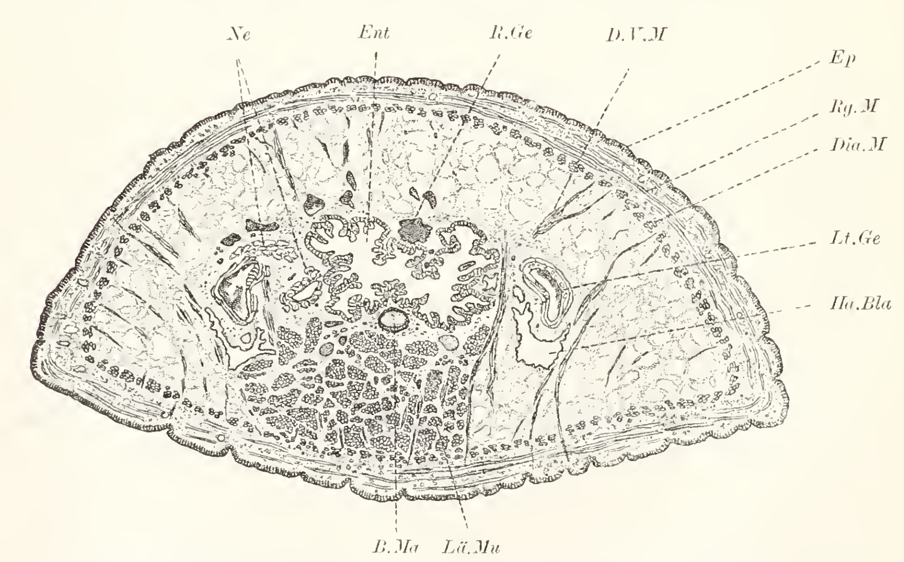


Fig. 256. *Hirudo medicinalis*, Querschnitt. *Ep* Epiderm, *Ent* Enteron, *B.Ma* Bauchmark, *Lä.*, *Rg.*, *Dia.* und *D.V.M* Längs-, Ring-, Diagonal- und Dorsoventralmuskulatur, *R.* und *Lt.Ge* Rücken- und Lateralgefäss, *Ne* Nephridium, *Ha.Bla* Harnblase.

Pleroms (Fig. 256), besonders reichlich bei Gnathobdelliden, hervorgehoben werden. Unsere Kenntnisse über die Entstehung desselben sind noch unvollständige; es bleibt fraglich, ob sich dasselbe von den

Plerosomen (Bürger) ableitet. Aus dem Plerom, speziell aus dem Gefässfasergewebe, entsteht das Bothryoidgewebe in Form zusammenhängender Kapseln, die von einem eigenartigen, grosszelligen Endothel ausgekleidet sind und später mit dem Cölom kommunizieren. Funktionell entsprechen diese Bothryoidzellen den Chloragogenzellen des visceralen Cölothels der Oligochäten; die Kapseln sind daher als Cölomteile anzusehen, die jedoch unabhängig von den übrigen Cölomabschnitten (Ventral- und Perinephrostomialsinus, Rückensinus (?) und die von allen Sinus ausgehenden Cölomkanäle und -capillaren), entstehen und, falls das Plerom als primäres Füllgewebe gesonderten Ursprung haben sollte, die schon mehrfach wahrscheinlich gemachte, doppelte Entstehungsweise des Cöloms (siehe bei *Gordius* (Nemathelminthen) und Nemertinen) durch ein weiteres Beispiel bekräftigen würden.

In allen übrigen Hinsichten erweisen sich die Oligochäten und Hirudineen als echte Anneliden, ja die Hirudineen erscheinen, in Rücksicht auf die Entwicklung, welche eine direkte ist, weit spezialisierter als die Polychäten. Neben den Plerosomoblasten finden sich am Urmundrande auch Neuroblasten, aus denen das Bauchmark, und andere Teloblasten, aus denen sowohl das bleibende Epiderm, wie auch die Ringmuskulatur, hervorgehen, gelegen. Das larvale Epiderm wird bei der Entwicklung abgestossen. Besonders wichtig erscheint die direkte genetische Verknüpfung von Epiderm und Ringmuskulatur; überhaupt ist die ektodermale Entstehung des Mesoderms sehr deutlich ausgeprägt. Die Nieren entstehen von bestimmten Zellen des Cölothels der Disseppimente (Nephroblasten), nicht jedoch von gesonderten Keimstreifen, wie vielfach behauptet ward. Die Anlage der Trichter ist selbständig, wie, wenigstens für Oligochäten, durch Bergh überzeugend nachgewiesen wurde. Für die gleich selbständige Entstehung bei Hirudineen (gegen Bürger) spricht, dass hier überhaupt Trichter und Nephridien gesonderte Gebilde sind und erstere nicht selten fehlen (siehe im spez. Teil näheres).

Ein besonderes Charakteristikum der Hirudineen ist die bei den Gnathobdelliden sicher erwiesene Verbindung des Cöloms mit dem Blutgefässsystem. Genaueres hierüber siehe gleichfalls im spez. Teile. Für die Oligochäten sind die Dorsalporen, deren phylogenetische Ableitung bis jetzt unbekannt ist, und die eigenartige Differenzierung des visceralen Cölothels als Chloragogengewebe, bezeichnend. Ueber das zweifellos homologe Bothryoidgewebe der Hirudineen wurde bereits ausgesagt.

Arthropoda (Gliederfüsser).

Die Verwandtschaft der Arthropoden zu den Anneliden ist zweifellos eine innige, wie sich aus der entsprechenden Gliederung des Körpers, aus dem Besitz von Extremitäten (Pedes) und aus vielen anderen Uebereinstimmungen, ergiebt. Man kann beide Gruppen deshalb als Articulata (Hatschek) zusammenfassen. Die Ursache der Gliederung ist wiederum an das Cölom gebunden. In manchen Fällen finden wir zu Anfang der Entwicklung überraschende Uebereinstimmung mit den Anneliden. So besitzen niedere Krebse (z. B. *Cetochilus*, Fig. 257) ein Paar Plerosomoblasten, die zu langen Plerosomen auswachsen (Grobben); bei anderen Krebsen und bei *Peripatus* geht die Streifenbildung von Zellgruppen des Urmundrandes aus; bei

Articulata.

den übrigen Tracheaten erfolgt sie längs des ganzen Keimstreifens, aus dem das Tier sich entwickelt, und nimmt bei den Insekten den Charakter einer Faltenbildung an. Die Plerosomen entstehen hier in situ, in ganzer Länge der Ventralfläche, die als verschlossener Urmund aufzufassen ist; das hintere Ende der ventralen Keimstreifenfläche, das als Cumulus primitivus unterschieden wird, repräsentiert nur den hinteren Rand des Blastoporus, nicht diesen in toto (gegen Heymons, siehe auch bei Anneliden). Die verbreitete Deutung der erwähnten Plerosomfalte, die unpaar entsteht und sich sekundär in zwei Hälften spaltet, als Entomesodermfalte, aus der ausser dem Mesoderm auch das Enteron entstehen soll, ist mit Heymons unbedingt zurückzuweisen. Soweit überhaupt bei Arthropoden ein Enteron angelegt wird, geht es aus der central gelegenen Dottermasse des Keims mit zum Teil primär eingelagerten, zum Teil sekundär vom Blastoderm (Ektoderm) des Cumulus primitivus einwandernden Dotterzellen hervor. Bei vielen pterygoten Insekten degenerieren mit der Dotterresorption auch alle Dotterzellen, so dass ein Enteron nicht gebildet werden kann. Der mittlere Teil des Verdauungsrohres, Mesodäum zu nennen, entsteht dann von Stomo- und Proctodäum aus, dessen Bildung ebenfalls unabhängig von der Plerosomfalte, an deren vorderem und hinterem Ende, statthat.

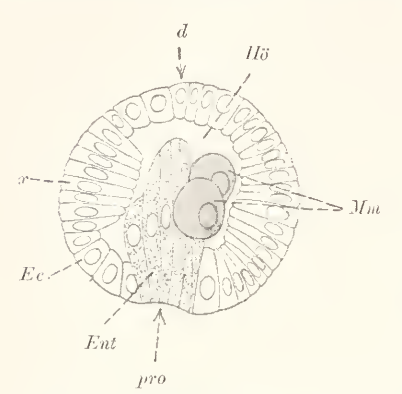


Fig. 257. *Cetochilus* gastrula. *d* dorsal, *pro* prostomal, *Ec* Ektoderm, *x* Anlage der Scheitelplatte, *Ent* Enteroderm, *Mm* Mesoderm. Nach Grobben aus Korschelt und Heider.

Die Plerosomen gliedern sich in Somitenpaare, in denen das Cölom auftritt. Vom Cölom erhalten sich bei den meisten Arthropoden nur die dorsal gelegenen, zu einheitlichen Schläuchen verschmelzenden, Abschnitte als Gonocöls und bei *Peripatus*, sowie im vorderen Körperbereiche bei Crustaceen, auch seitliche Abschnitte als Nephrocöls (Endsäckchen der Nephridien), während im übrigen die Cölothelien sich diffus auflösen und demgemäss die bei den Arthropoden besonders geräumige Leibeshöhle als primäre (sog. Hämocöl oder Pseudocöl) zu bezeichnen ist. Am Darm dürfte sich übrigens vielfach (ob überall?) das Cölothel als viscerales Peritoneum erhalten. Von den Somiten stammt die gesamte Muskulatur des Körpers; ein primäres Füllgewebe, wie es den Würmern zukommt, entsteht zwar auch embryonal diffus oder vorwiegend am Cumulus primitivus vom Ektoderm, scheint aber nur Lymph-, bez. Blutzellen, und keine Muskulatur, selbst kein Bindegewebe, zu liefern. Die ektopleurale Muskulatur ist nur bei *Peripatus* als geschlossener Hautmuskelschlauch entwickelt, erscheint aber in allen anderen Fällen aufgelöst in die Längs- und Extremitätenmuskulatur. Eine Darm- und Transversalmuskulatur ist vorhanden; Dissepplimente und zugehörige Muskeln fehlen; dagegen sind Vasalmuskeln (an Herz und Aorta) und sog. Flügelmuskeln im Perikardseptum, die sich quer zwischen Herz und Leibeswand ausspannen, ausgebildet. Von den Plerosomiten leiten sich ferner ab das Bindegewebe (Cutis, Grenzlamellen, Perimysium) und ein eigenartiges, grosszelliges Gewebe, das

im allgemeinen am besten als lymphoides Gewebe zu bezeichnen ist. Teile desselben sind die lymphoiden Körper der Myriapoden und Insekten, die Perikardzellen und der Fettkörper aller Arthropoden. Die funktionelle Bestimmung des lymphoiden Gewebes ist eine dreifache. Es beteiligt sich an der Bildung der Bindesubstanzen, liefert Speichernieren von saurer Reaktion und lagert Reservestoffe in Gestalt von Fett in sich ab. Seine Differenzierung ist bei den verschiedenen Arthropoden eine mannigfaltige; jedenfalls muss es vom Cölothel der Anneliden, dessen Funktionen entsprechende sind, abgeleitet werden. Als Nephridialrudiment (Heymons) kann es schon deshalb nicht aufgefasst werden, weil es auch bei *Peripatus* neben den Nephridien vorkommt. Von den Somiten werden ferner zumeist auch die Genitalzellen geliefert; doch lassen sich diese in vielen Fällen (Heymons) auf Zellen zurückführen, die noch vor der Ausbildung der Plerosomen am Cumulus primitivus auftreten und sekundär in die Gonocöls verlagert werden. Ein besonders extremer Fall liegt bei Dipteren vor. Hier sind gesonderte Propagoblasten bereits vor der Ektodermbildung am Keim nachweisbar und treten selbstverständlich erst sekundär in Beziehung zu den Gonocöls.

Mit der Ausbildung der primären Leibeshöhle steht die geringe Entwicklung des Gefässsystems in Kausalnexus. Zumeist ist nur ein Rückengefäss vorhanden, das als Herz und Aorta funktioniert und das Blut, entweder bloss nach vorn oder auch nach rückwärts, in die Leibeshöhle treibt. Ein Vasothel fehlt in allen Fällen. In der Leibeshöhle findet die eigentliche Cirkulation statt; das Blut tritt durch seitliche Spalten (Ostien) wieder in das Herz ein. Die Form des Herzens variiert von einer ursprünglich lang schlauchförmigen bis zu einer kurz gedrungenen, wie sie z. B. die Dekapoden zeigen. Bei den letzteren sind auch einzelne Arterien und sogar Kiemenvenen ausgebildet; ein relativ reiches Gefässnetz kommt den Chilopoden zu.

Die Haut entwickelt immer eine Cuticula, die oft stark verdickt und mit Kalksalzen imprägniert ist (Panzer der Crustaceen). Regelmässige Häutungen kommen mindestens in der larvalen Periode vor. Die Bildung der Nervencentren stimmt im wesentlichen mit der der Anneliden überein und bedarf keiner ausführlichen Besprechung. Bemerkenswert ist die Borstenbildung der Arthropoden. Die Borsten entstehen nicht, wie bei den Anneliden, innerhalb eingesenkter Follikel, sondern als Ueberzug über Gruppen frei vorwachsender Borstenzellen.

Auf die Tracheaten beschränkt ist das Tracheensystem, das sich wahrscheinlich auf Hautdrüsen (siehe bei Organologie) zurückführen lässt. Die Muskulatur ist ausser bei *Peripatus* durchwegs quergestreift; die Ausbildung von Myen (siehe bei Cytologie, Muskelzelle) kommt aber auch bereits *Peripatus* zu. Das Enteron bildet bei den Crustaceen und Spinnen Leberschläuche und andere Drüsen, welche den Insekten fehlen. Nephridien (Metanephridien) finden sich nur bei *Peripatus* gleichmässig in allen Segmenten vor; bei den Crustaceen sind sie auf die vordersten Segmente als Antennen- oder als Schalendrüsen beschränkt; den höheren Tracheaten fehlen sie ganz. Sie werden hier funktionell durch schlauchförmige Anhänge des Proktodäums (Malpighi'sche Kanäle) ersetzt.

Ein auffallendes Merkmal der Arthropoden sind die gegliederten Extremitäten (Pedes), die ursprünglich jedem Segmente zukommen. Sie leiten sich von den Parapodien der Polychäten ab, wofür vor allem die Verwendung entsprechender ektopleuraler Muskulatur als Extre-

mitätenmuskeln spricht (siehe auch bei Anneliden); *Peripatus* mit seinen ungegliederten Extremitäten vermittelt den Uebergang. Die Extremitäten sind bei den Crustaceen Träger von Kiemenanhängen, die bei den wasserbewohnenden Larven der Tracheaten selbständig (Tracheenkiemen) an verschiedenen Punkten auftreten. Die Flügel der Insekten repräsentieren muskelfreie Hautduplikaturen des Rückens, deren phylogenetische Ableitung fraglich bleibt. Sie von Tracheenkiemen abzuleiten, geht nicht an, da die Kiemen den niederen Tracheaten (Onychophoren, Myriapoden) ganz fehlen und daher nur als sekundäre Anpassungscharaktere der Larven an das Wasserleben erscheinen.

Soweit bei den Arthropoden wasserbewohnende Larven überhaupt vorkommen, erscheinen sie gegenüber den Würmerlarven, auch in den jüngsten Stadien, bereits hoch differenziert, weil aus mehreren oder vielen Segmenten bestehend. Am einfachsten ausgebildet ist die ausschlüpfende Crustaceenlarve (Nauplius), aber selbst diese erhebt sich über die Annelidentrochophora durch den Besitz von drei Extremitätenpaaren, die wohl drei Rumpfsegmenten entsprechen.

Mollusken (Weichtiere).

Die Mollusken (Fig. 258) sind einerseits mit den Anneliden, andererseits mit den Scoleciden verwandt. Unter die Verwandtschaftsbeziehungen zu den ersteren gehört die auffallende Uebereinstimmung der Larvenformen, die, allerdings meist spärliche, Entwicklung des Cöloms

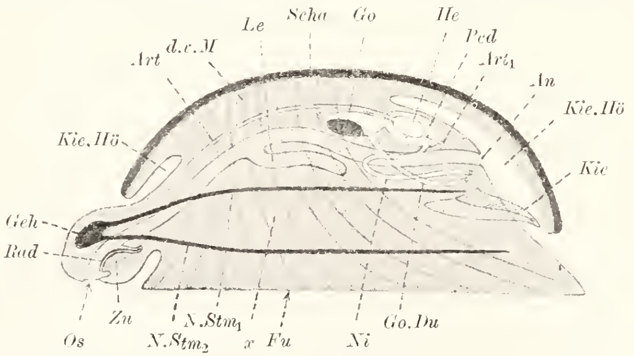


Fig. 258. Schema eines Mollusks. *Scha* Schale, *Fu* Fuss, *Kie* Kieme, *Kie.Hö* Kiemenhöhle, *Os* Mund, *An* After, *Geh* Gehirn, $N.Stm_1$ Cerebro-Pedalstamm, $N.Stm_2$ Cerebro-Visceralstamm, *Zu* Zunge, *Rad* Radula, *Le* Leber, *Ped* Pericard, *He* Herz, *Art* vordere, Art_1 hintere Aorta, *Go* Gonade, *Go.Du* Gonoduct, *Ni* Niere, *d.v.M* dorsoventrale Muskulatur, *x* Muskelmassen des Fusses.

und die Ausbildung der Nieren als Metanephridien. Die Molluskenlarven (Fig. 259) sind als typische Trochophoraformen, mit einzelnen spezifischen Molluskencharakteren (Schalendrüse; bez. Schalenplatten: *Chiton*, Radulatasche, häufiger Mangel des postoralen Wimperkranzes), zu betrachten; immerhin könnte man diese Uebereinstimmung auch durch Ableitung der Anneliden und Mollusken aus der gleichen Wurzel erklären, da die Larven der Turbellarien und Nemertinen als Vorstufen der Trochophora anzusehen sind. Hinsichtlich der Mesodermbildung ist weiterhin auffallend das Auftreten von Plerosomoblasten (Fig. 260), die den genannten Scoleciden fehlen, dagegen für die weitaus meisten Anneliden charakteristisch sind. Da sie indessen auch den Nematoden zukommen

und ihr Auftreten, wie mehrfach dargelegt, nur einen veränderten Modus der Mesodermbildung bedeutet, da sie ferner gerade bei den meisten Mollusken (Lamellibranchier, Gastropoden) weder Cölom, noch Gonaden und Nieren liefern, daher nichts weiter als Füllgewebsbildner besonderer Art, auf welche die Bezeichnung Plerosomoblasten im vollsten Sinne des Wortes zutrifft, sind; so kann auf ihre Ausbildung hin eine engere Verwandtschaft zu den Anneliden nicht begründet werden. Schliesslich erscheint auch die Anwesenheit von Metanephridien nicht besonders gewichtig, da für Metanephridien die Entwicklung eines Cöloms notwendige Voraussetzung ist, ohne dass sie jedoch immer neben letzterem ausgebildet wären (Nemertinen, manche Anneliden); ferner erinnert auch die Morphologie der Nieren bei den niederen Mollusken mehr an die Turbellarien, als an die Anneliden (Meysenheimer).

Fig. 259. Trochophora einer Muschel (*Teredo*). Die zweiklappige Schale ist bereits ausgebildet, und es kann in dieselbe der Vorderkörper zurückgezogen werden. *Schl* Schlossrand der Schale (*S*), *SMv* vorderer, *SMh* hinterer Schliessmuskel, *Mes* Mesodermstreifen, *MP* Polzellen des Mesoderms, *L* Leber mit Fetttropfen. *Oe* Oesophagus, *J* Magen, J_1 Darm, *R* Enddarm, *A* After, *Neph* Nephridium, *O* Mund, *ws* Wimperschopf, *Sp* Scheitelplatte, *Wkr* präoraler, *wkr* postoraler Wimperkranz, *L.M.d* und *v* dorsaler und ventraler Längsmuskel. Aus dem Lehrbuch von Hatschek.

Weit mehr begründet erscheint der Anschluss an die Scoleciden wegen des völligen Mangels einer Metamerie. Die sekundären Plerosomen kommen nur zur ersten Anlage und lösen sich dann, ohne die geringste Andeutung einer segmentalen Somitenbildung, in diffuses Füllgewebe auf, aus dem sich, unter Beihilfe anderer Anlagen (siehe unten), die wenigen, aber meist umfangreichen Muskelmassen der Mollusken, vor allem die Schalen-Fussmuskeln, die sich von der transversalen Muskulatur der Würmer ableiten, herausdifferenzieren. Dem Somitenmangel entspricht die einfache Anlage der Gonade und Niere. Die primäre Füllgewebsbildung, die einigen Pulmonaten, z. B. *Limax*, ganz abzugehen scheint, erinnert bei *Crepidula* (Gastropode), wo Conklin vier radial gestellte primäre, aus Mikromeren des Keims hervorgehende Plerosomen beobachtete, auffallend an die entsprechende

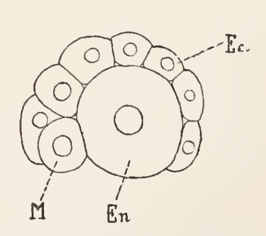


Fig. 260. Medianschnitt durch die Gastrula einer Muschel (*Teredo*), sie ist aus einer geringen Zahl von Zellen zusammengesetzt. Man sieht eine von den zwei Endodermzellen (*En*) und eine von den zwei Mesodermzellen (*M*). Aus dem Lehrbuch von Hatschek.

Anlage der Turbellarien. Die ähnlichen Verhältnisse bei Anneliden (Eisig, Capitelliden) sind als Parallelerscheinung, die den gleichen Ausgangspunkt hat, aufzufassen. Eine weitere selbständige Füllgewebsanlage geht vom Ektoderm des Fusses aus.

Die übrige Entwicklung des Mesoderms, von Niere, Cölom, Gonade und Herz, ist für die Mollusken charakteristisch. Alle genannten Organe entwickeln sich nach neueren Untersuchungen an Lamellibranchiern und Gastropoden aus einer besonderen Wucherung des Ektoderms, an der sich zuerst die Nieren, dann Herz und Perikard und zuletzt die Gonaden differenzieren. Das Perikard ist als Cölom aufzufassen, wie aus seiner Beziehung zur Bildung von Niere und Gonade hervorgeht; doch repräsentiert es nicht allein eine Kombination von Nephro- und Gonocöl, da sich die Gonade sekundär davon selbständig macht, in manchen Fällen (z. B. Cephalopoden) auch unabhängig davon zu entstehen scheint (Faussek), und ferner von einer sekretorischen Funktion, wie bei den Endsäckchen der Crustaceen, nicht die Rede ist; vielmehr kommt dem Perikard auch eine einfach räumliche Funktion zu, die sich in den Lagebeziehungen zum Herzen ausprägt. Mit dem Cölom der Anneliden stimmt die exkretorische Funktion, die Entwicklung von Speichernieren (Perikarddrüsen), überein. Vom Annelidencölom trennt scheinbar aber die Entstehungsweise aus gesonderter Anlage, nicht aus den Plerosomen; wie geringe Bedeutung jedoch diesem Punkte zuzuschreiben ist, wurde schon vielfach erörtert. Wir haben bei den Mollusken ein viertes und besonders charakteristisches Beispiel für die Unabhängigkeit der Cölombildung von Plerosomiten (siehe bei *Gordius*, Nemertinen und Hirudineen).

Die eigenartigen Molluskencharaktere seien nur kurz erwähnt. Das Gefässsystem ist vollständiger entwickelt als bei den Arthropoden, und durch Herz und Vorkammern ausgezeichnet. An Stelle der Kapillargeflechte der Anneliden finden sich Lakunen, die bei Entwicklung einer primären Leibeshöhle (z. B. im Fuss der Gastropoden, im Umkreis des Darms bei *Chiton* etc.) mit den Sinus derselben kommunizieren. Die Ektopleura ist auffällig reduziert und nur in einzelnen Schalenmuskeln erhalten; dagegen spielt die Mesopleura (transversale Muskulatur) eine Hauptrolle, da sie die Bewegung des Fusses, dieses für die Mollusken charakteristischen Kriechorgans, beherrscht. Die Schale besteht bei den niedersten Formen (Solenogastres, Amphineuren) allein oder zum Teil aus Kalkstacheln, die vielleicht phylogenetisch von den Kalkstacheln der Plathelminthen (Trematoden) abzuleiten sind. Die Pedal- und Visceralganglien entstehen, gleich dem Bauchmark der Anneliden, gesondert vom Gehirn, das seinerseits auf die Scheitelplatte der Larve zurückzuführen ist. Doch verweist die Vierzahl der Ganglien, bez. Markstämme (Amphineuren) auf die Plathelminthen. Spezifische Charaktere der Mollusken sind ferner die Radula, die Leber, die Kiemen, Osphradien und manches andere, worauf hier nicht eingegangen werden kann.

B. Coelenteria.

Cnidaria (Nesseltiere).

Die Cnidarier bestehen allein aus zwei Epithelien (Ektoderm und Entoderm), die grosse Verwandtschaft zu einander zeigen und nur

durch ein, allerdings wesentliches, Merkmal unterschieden sind. Beide enthalten Nervenzellen, bilden Muskelfasern und scheiden Bindesubstanz ab; auch die Nesselzellen sind beiden gemeinsam, wenngleich bei den Hydroiden wohl immer, bei den Anthozoen wenigstens in der Hauptsache, auf das Ektoderm beschränkt; ebenso können die Genitalzellen sowohl im Ektoderm (Hydroiden), als im Entoderm (Scyphomedusen und Anthozoen) entstehen. Der Unterschied beider Epithelien besteht in der Beschränkung von Nutrocyten auf das Entoderm, von Deckzellen auf das Ektoderm; beide Epithelien können einander daher nicht vertreten, wie Umstülpungsversuche an *Hydra* erwiesen haben.

Wegen des Bildungsvermögens von Muskulatur und Bindegewebe sind die Epithelien nicht als Epiderm und Enteroderm, sondern als Ektoderm und Entoderm, zu bezeichnen. Indessen verharren nicht alle Cnidarier auf diesem primitiven Standpunkt; es erfolgt vielmehr bei den Anthozoen eine Abgabe von Qualitäten des Ektoderms an das Entoderm. Das Ektoderm der Hydroiden ist Bildner der am stärksten entwickelten, wichtigsten Muskulatur des Körpers, der Längsmuskulatur; bei den Anthozoen übernimmt, soweit das Mauerblatt in Betracht kommt, das Entoderm, und zwar im Bereich der Urdarmtaschen, diese Funktion. Das Gleiche gilt für die Gonadenbildung. Das Ektoderm gewinnt dadurch jedoch noch nicht völlig Epidermcharakter (siehe bei Organologie), da es sich noch an der Bindesubstanzbildung beteiligt. In dieser Hinsicht sind die Alcyonarier von besonderem Interesse, da hier vom Ektoderm eine mächtige Gallertschicht (Cutis) mit eingelagerten Zellen und Skeletelementen (Kalkspicula) entsteht, eine Bildung sui generis, die als Vorstufe der Echinodermencutis (siehe dort) aufzufassen ist und als Skeletbildung nicht verwechselt werden darf mit den Kalkgehäusen und Kalkachsen der Madreporarier und Alcyonarier, welche Cuticularbildungen des Ektoderms repräsentieren.

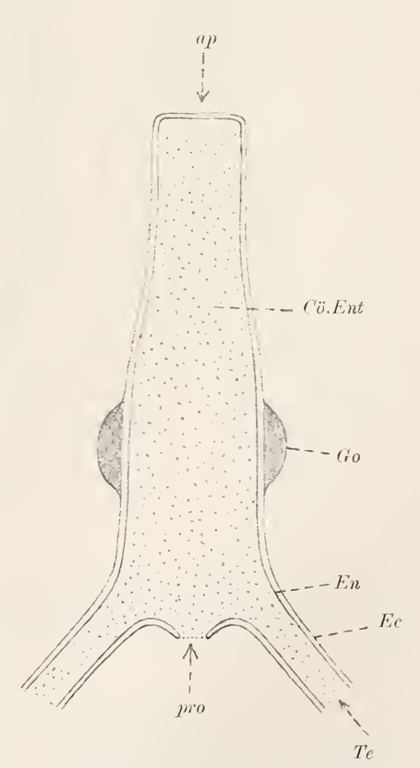


Fig. 261. Schema eines Hydropolypen. *ap* apical, *pro* prostomal, *Te* Tentakel, *Ec* Ektoderm, *Go* Gonade, *En* Entoderm, *Cö.Ent* Cölenteron.

Das Entoderm zeigt beim Fortschreiten von den Hydroiden zu den Anthozoen eine Abgabe in anderem Sinne. Bei *Protohydra* bildet es einen einheitlichen Sack mit einseitiger Oeffnung, ein Cölenteron (siehe unten weiteres) mit dem Prostoma. Es unterliegt keinem Zweifel, dass dieser einfache Zustand der primäre ist; denn alle vom Cölenteron sich abgliedernden Teile erscheinen spezialisiert, indem sie die nutritorische Funktion gegenüber anderen, zum Teil neu vom Ektoderm übernommenen, mehr

Cölenteron.

oder weniger unterdrückt zeigen. Die Gliederung geht Hand in Hand mit einer Funktionsaufteilung; somit ist sie wesentlich verschieden von der Enterongliederung bei den Dyskineten. Die ersten Anfänge dazu zeigen die Hydroiden in der Tentakelbildung (Fig. 261). Das Tentakelentoderm hat nicht immer nutritorische Funktion; ist es doch in vielen Fällen zu einem soliden Stützgewebe umgebildet. Die Bedeutung der Tentakeln überhaupt liegt in ihrer Bewegungsfähigkeit. Diese bildet gewissermassen ein Surrogat für die mangelnde Lokomotion der festsitzenden Formen in Hinsicht auf die Nahrungszufuhr. Hydren vermögen sogar mittelst der Tentakeln und Fussscheibe zu wandern, indem sie bald mit den einen, bald mit der anderen, sich festheften und den Körper nachziehen. Feste Nährstoffe gelangen wohl überhaupt nicht in die Tentakeln. Eine weitere Spezialisierung im Entoderm kommt gleichfalls den Hydroiden zu. Bei *Tubularia* sitzen die apikalen Tentakel einem dicken Stützpolster auf, das von vakuolären Zellen gebildet wird und sich vom nutritorischen Entoderm scharf abgrenzt. Auch bei Actinien finden sich an den Mesenterialwülsten Streifen vakuolärer Zellen, die vielleicht für die Nutrition bedeutungslos sind; sie wiederholen sich bei den Enteropneusten und *Amphioxus* und repräsentieren möglicherweise insgesamt und mit der Chorda zugleich eine besondere Art von zelligem Bindegewebe (siehe bei Bindezellen), das nur den Cölenteriern zukommt.

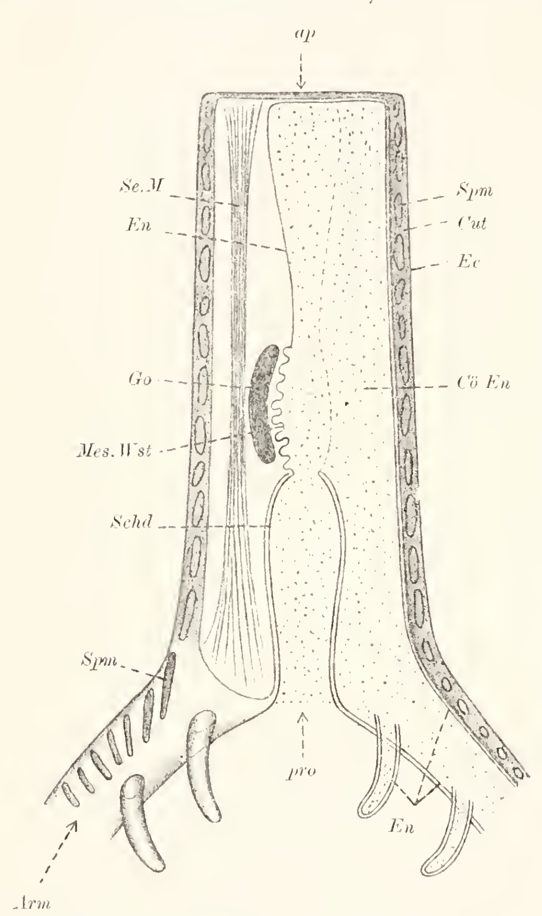


Fig. 262. *Alcyonium*, schematischer Längsschnitt. *ap* apical, *pro* prostomal, *Ec* Ektoderm, *Cut* Cutis, *Spm* Spiculum, *Schd* Schlundepithel, *En* Entoderm, *Cö.En* Cölenteron, *Mes.Wst* Mesenterialwulst, *Se.M* Septalmuskel, *Go* Gonade.

Die wichtigste Gliederung zeigen die Anthozoen in der Bildung der Cölenterontaschen (Fig. 262). Diese haben zwar auch nutritorische Funktion, aber es ist ihnen vor allem die Bildung der Längsmuskulatur des Rumpfes und der Gonaden übertragen. Sie gewinnen dadurch den Charakter eines Enterocöls; ihre Funktion stimmt bereits im wesentlichen mit der der Cölomtaschen der Echinodermen etc. überein. Die

offene Verbindung mit dem Tentakellumen erweist die gleiche Veranlagung beider Bildungen; nur zeigen die Tentakeln bei allen Formen ein primitiveres Verhalten, da hier das Ektoderm die Bildung der Längsmuskulatur bewahrt. Bei den Scyphomedusen sehen wir bereits Anläufe zur Bildung von Cölenterontaschen. Nicht damit zu verwechseln sind jedoch die Radialkanäle der Hydromedusen, die nicht selbständige Ausstülpungen, sondern nur offene Reste eines starkabgeplatteten Teils des Cölenterons vorstellen. Die Hydromedusen sind an die freischwimmende Lebensweise angepasste Polypen, ebenso wie die Scyphomedusen; nur ist bei den letzteren bereits der Polyp höher veranlagt als bei den Hydrozoen.

Aus dem Gesagten ergiebt sich, dass die Cnidarier die einzigen echten Cölenteraten sind, wenn wir diese Bezeichnung im ursprünglichen Sinne verwenden. Ihr Entoderm bildet einen Raum, der funktionell Cölom und Enteron zugleich ist und deshalb von Leuckart als Cölenteron bezeichnet wurde. Das Enteron aller Dyskineten ist dagegen von auffallender Eintönigkeit, da es weder Nervenzellen, noch Muskulatur und Bindegewebe liefert und zur Bildung des Cöloms in keiner Beziehung steht. Das Cölom der Zygoneuren, sei es nun primärer oder sekundärer Natur, tritt, wie gezeigt wurde, phylogenetisch innerhalb eines soliden, vom Ektoderm stammenden, Pleroms auf und ist deshalb als Plerocöl zu bezeichnen. Ein Plerom fehlt den Cölenteriern überhaupt ganz. Muskulatur und Bindegewebe gehen hier nie aus einer oder mehreren, vom Ektoderm des Keims sich sondernden, Anlagen hervor, sondern sind entweder dauernd an die Epithelien geknüpft oder stammen vom Cölothel, also vom Endothel (siehe bei Organologie, allgemeine Prinzipien) der Cölarräume, die insgesamt als Enterocöl zu bezeichnen sind (über die Echinodermencutis siehe bei Echinodermen). Daher entfällt eigentlich das Bedürfnis nach dem Leuckart'schen Namen: Cölenteraten vollständig. Die Cnidarier sind als Nesseltiere den Enterocöliern gegenüber so scharf charakterisiert, dass für sie eine Namensänderung überflüssig erscheint. Sollen Dyskineten und Cnidarier gemeinsam als niedere Metazoa den übrigen höheren Gruppen gegenübergestellt werden, so empfiehlt sich die Bezeichnung Acölier gegenüber der Bezeichnung Cölomaten.[1]

Cölenteraten. Plerocöl. Enterocöl. Acölier. Cölomaten.

Es wäre aber zu bedauern, wenn das schöne Wort Cölenteraten mit seiner klar ausgesprochenen Bedeutung aus der zoologischen Nomenklatur verschwände oder einfach als Synonym für die Cnidarier Verwendung fände. Bedenken wir es recht, so ist die Bezeichnung eigentlich ausser auf die Cnidarier auch auf die Enterocölier anwendbar; denn alle diese durchlaufen in der Entwicklung ein Stadium, in dem Enteron und Cölom zusammenfallen. Aus diesem Grunde werden in diesem Buche unter Cölenteraten sämtliche nicht zu den Pleromaten gehörige Tiergruppen zusammengefasst und nur in Hinsicht auf die eingebürgerte Nomenklatur wird das Wort modifiziert in Cölenterier.

Die weiteren Merkmale der Cnidarier sind folgende. Das Nervensystem bildet in Ekto- und Entoderm einen Plexus, der sich lokal (Schirmrand der Medusen) zu Stämmen verdichten kann. Die Sinnesorgane gehören dem Ektoderm an, doch beteiligt sich bei den Scyphomedusen auch das Entoderm, indem es Otolithen liefert. Niemals ist der

[1]) Synonym sind die Bezeichnungen Radiata und Bilateria.

apikale Pol als Sinnescentrum entwickelt, wie bei den Ctenophoren; er dient vielmehr zur Festheftung, geht bei der Lokomotion der Larve, wie auch der freischwimmenden Medusen, voran und wird zum Fusspol bei allen festsitzenden Formen, während sich die Poriferen mit dem prostomalen Pole festsetzen. Sehr bezeichnend für die Cnidarier sind die interessanten Cnidocyten (Nesselzellen), die fast ganz auf diese Tiergruppe beschränkt sind und die Ausbildung besonderer Nesseltiere (Nematophoren, vor allem Nesselknöpfe der Siphonophoren) veranlassen. Die Grenzlamellen beider Epithelien (sog. Stützlamelle) sind bei den Hydroiden zellenfrei, bei den Scyphomedusen und Anthozoen zellenhaltig; ferner sind die Muskelfasern bei den niederen Formen durchwegs Produkt der Epithelzellen, bei den Anthozoen im Ektoderm Produkt besonderer Muskelzellen. Es sei betont, dass die freie Lokomotion ausgebildeter Cnidarier (Medusen) durch Muskulatur bewirkt wird (rhytmische Kontraktion der Subumbrella), während dagegen die Ctenophoren sich gleich Larven durch Wimperung fortbewegen.

Bei den Scypho- und Anthozoen erscheint die Bildung eines Verdauungsrohres angebahnt durch Entwicklung des Schlundes vom Ektoderm. Dieses wuchert zugleich an den Kanten der entodermalen Septen gegen den apikalen Pol hin vor und liefert vor allem den drüsigen Anteil der Mesenterialwülste, bei den Actinien ausserdem charakteristische Flimmerstreifen (siehe Näheres im speziellen Teil).

Die Furchung aller Cnidarier ist eine indeterminierte. Zunächst entsteht ein gleichartiges Blastoderm (Blastula), von dem sich entweder überall (Fig. 263) oder nur am prostomalen Pole (Fig. 264) das Entoderm durch Abspaltung oder Einfaltung sondert. Während sich bei den Ctenophoren schon die ersten Furchungszellen potentiell verschieden veranlagt erweisen und bei Trennung nur Halbtiere zu regenerieren vermögen, sind die Furchungszellen auch noch später Furchungsstadien gleichwertig und regenerieren Ganztiere. Bei den Larven ergiebt sich aus der Lage des apicalen und prostomalen Poles eine primäre Hauptachse, die der der Dyskineten gleichwertig ist; wie bei den Spongien lassen sich auch bei den niedersten Cnidariern eine grössere Zahl von Nebenachsen legen. *Protohydra* und *Hydra* sind vielstrahlig radialsymmetrisch gebaut. Bei den übrigen Hydroiden ist die Zahl der Nebenachsen eine beschränkte und bei den Anthozoen ist meist überhaupt nur eine Nebenachse mit gleichwertigen Hälften ausgeprägt. Sie entspricht der Lateralachse der Ctenophoren; wie in dieser Gruppe ist die entsprechende Symmetrieebene, die durch Haupt- und Lateralachse geht, als Lateralebene zu bezeichnen. Die senkrecht dazu stehende Sagittalebene ist fast

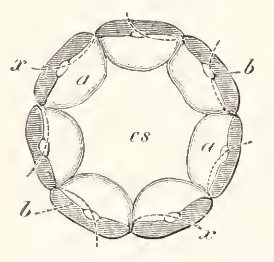


Fig. 263. Blastula von *Gervonia* (nach Fol). *cs* Blastocoel, *a* helles inneres Plasma, *b* äusseres dunkles Plasma der Blastodermzellen, die punktierten Linien (*x*) deuten die nächsten Teilungsebenen an. Aus dem Lehrbuch von Hatschek.

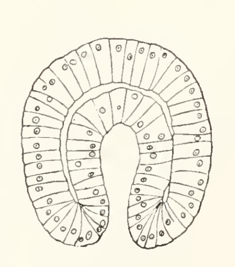


Fig. 264. Gastrula einer Qualle (*Aurelia*). Nach Goette. Aus dem Lehrbuch von Hatschek.

in allen Fällen ungleichhälftig, wodurch die Unterscheidung einer vorderen und hinteren Körperfläche bedingt wird; die beiden übrigen Flächen sind als laterale (Seitenflächen) zu bezeichnen. Der einstrahlig symmetrische Bau der Anthozoen kommt meist nur innerlich zum Ausdruck und erscheint bedingt durch die Anordnung der Cölenterontaschen (Richtungsfächer) und der Schlundrinne. Von einem bilateral symmetrischen Baue kann nicht gesprochen werden, weil die primäre Hauptachse gewahrt bleibt.

Verwandtschaft.

Die Cnidarier bilden wie die Spongien den Ausgangspunkt für eine grosse Tierreihe; es fragt sich nun, ob sie eine mit den Spongien gemeinsame Ausgangsform unter den Protozoen haben oder phyletisch selbständig entstanden sind. Ueber eine Urform der Cnidarier lässt sich zur Zeit viel weniger Bestimmtes aussagen, als es bei den Spongien möglich war (siehe dort). Aber immerhin kommen für die Ableitung der Cnidarier auch Flagellatenkolonien am meisten in Betracht, da manche derselben als zellige Blasen wenigstens formal an die Cnidarier anknüpfen. Jedoch wäre gerade von Beziehungen zu den Choanoflagellaten aus mannigfachen, hier nicht weiter zu diskutierenden, weil selbstverständlichen, Gründen abzusehen.

Personenstufe vierten Grades.

Noch sei, zum Abschluss des Cnidarierkapitels, die bei den Cnidariern und zwar bei deren niedersten Formen, den Hydroiden, allein nachweisbare Anstrebung einer höheren Individualitätsstufe (Personenstufe, siehe bei Zelle, Allgemeines) als die Metazoenpersonen repräsentieren, besprochen. Eine Hydroidenkolonie besteht im einfachsten Falle aus zwei Arten von Individuen: den ungeschlechtlichen Nährtieren (Polypen) und den Geschlechtstieren (Gonophoren). Während die Polypen gesetzmässig am baumartigen Stamme angeordnet sind, scheinen die Gonophoren beliebig verteilt. Bei einigen Formen giebt es ferner mundlose Fangtiere, die sich durch ihren Reichtum an Nesselzellen auszeichnen. Wesentlich höher entwickelt ist die Arbeitsteilung bei den Siphonophoren, da hier vier Hauptarten von Personen vorhanden sind: Nährtiere, Fangtiere, Schutztiere (Deckstücke) und Geschlechtstiere. Weniger die mannigfaltige Differenzierung dieser Personen, als ihre Anordnung interessiert uns hier. Sie bilden im einfachsten Falle isolierte Gruppen, die an einem langen Stamme verteilt sind und bei den niederen Arten sich als sogenannte Eudoxien ablösen und lange frei existieren können. Am Vorderende des Stammes sitzen eine oder mehrere grosse Deckglocken an, die als Verschmelzungsprodukte ungeschlechtlicher Medusen und von Deckstücken zu deuten sind und die Lokomotion der Kolonie besorgen. Oder wir finden eine lufthaltige Schwimmblase, die als stark modifizierte Meduse zu gelten hat. Beide Bildungen stellen gewissermassen den Kopf der Kolonie vor, dem Scolex der Bandwurmkette vergleichbar, und die Stammgruppen entsprechen den Proglottiden oder Kettengliedern. Bei den höheren Formen erscheinen nun innigere Lagebeziehungen der Personen zu einander angestrebt und auch erreicht durch folgende Differenzierungen. Es rücken nicht die einzelnen Stammgruppen enger an einander, vielmehr lösen sich die Gruppen wieder in die einzelnen Personen auf und diese gruppieren sich nun nach einem höheren centralistischen Prinzipe. Der Stamm verkürzt sich stark und wird blasenartig; die vordere Schwimmblase senkt sich in ihn hinein und wird kranzartig umgeben von den übrigen Personen, die sich ihrer Funktion nach sondern. Dabei sind die Nährtiere

opponiert zur Schwimmblase gestellt, um sie herum die Fangtiere, dann zu äusserst, äquatorial an der Stammblase, die Deckstücke; die Gonophoren sitzen an den Nährtieren an. Aber die Annäherung geht noch weiter, bis zur teilweisen Verschmelzung der Nährtiere und zur völligen Vereinigung der Deckstücke. Die höchstdifferenzierten Siphonophoren (*Velella, Porpita*) lassen einen Stamm überhaupt vermissen. Die Schwimmblase ist eine flache Scheibe (*Porpita*) geworden, an deren Unterseite sich ein centraler Verdauungsraum findet, welcher den vereinigten Magenabschnitten der Nährtiere entspricht und von dem die mundtragenden Abschnitte frei herabhängen. Der mittelste Polyp ist stark entwickelt und liefert den Hauptmund der Kolonie, die umgebenden Polypen sind unansehnlich und tragen die Gonophoren. Die Fangstücke bilden einen mehrfachen äusseren Kranz, über welchen sich ein breiter Randsaum, der als Summe verschmolzener Deckstücke zu deuten ist, schützend ausbreitet. Man sieht, die Kolonie erscheint als vielmündiges Individuum und ist auch auf Grund dieser einheitlichen Ausbildung fälschlich schon mit einer einzigen Meduse verglichen worden. Die letzte Stufe der Individualisierung wäre erreicht, wenn die ventrale Fläche der Kolonie, welche die Münder der Nährtiere trägt, sich anstiefte, dadurch die Münder in das Innere eines weiten Hohlraums gelangten und dessen Oeffnung nun als eigentlicher Mund funktionierte (siehe weiteres über die Siphonophoren bei Artentstehung).

Echinodermen (Stachelhäuter).

Die Frage nach der systematischen Stellung der Echinodermen ist deshalb so schwierig zu beantworten, weil Larve und ausgebildetes Tier in einem auffallenden Gegensatz zu einander stehen. Die Larve ist bilateral symmetrisch, die Imago fünfstrahlig radialsymmetrisch gebaut. Da man allgemein der Larve grosse phylogenetische Bedeutung zuschreibt, so erschien die Imago als sekundär vereinfacht und ein Anschluss nur an höher entwickelte Formen (Enteropneusten, Hatschek) denkbar. Indessen kommt hier, wie bei den Spongien und Tunikaten, für die Beurteilung der systematischen Stellung in erster Linie die Imago in Betracht. Es ist zu rechnen mit der Möglichkeit, dass, wie es bei den Spongien erörtert wurde, die Larve nach einem höheren Bauplan, soweit dieser sich aus der potentiellen Veranlagung der Cölenterier ergiebt, gebaut ist, als die Imago.

Die Crinoiden (Fig. 265) sind die phylogenetisch ältesten Formen. Wir haben deshalb Ursache sie für die ursprünglichsten zu halten, und in der That besitzen sie auch morphologische Charaktere, die in dieser Auffassung bestärken. Die festsitzende Lebensweise ist als ursprünglich anzusehen und ohne Zweifel gilt das gleiche auch für die allgemeinen architektonischen Verhältnisse, vor allem für die Gegenstellung der Arme zum Stiel. Der Stiel bezeichnet den apikalen, der Armkranz den prostomalen Pol. Diese Annahme erscheint auch durch die Befunde an der Larve gesichert. Somit ergiebt sich grosse Aehnlichkeit mit Cnidariern, speziell mit den Alcyonariern, wenn wir ein Einzeltier derselben zum Vergleich heranziehen. Nur die Alcyonarier besitzen unter den Cnidariern eigentliche Arme, an denen erst die Tentakeln entspringen. Diese gefiederten Arme umgeben den Mund in radialer Anordnung. Sie enthalten auf der aboralen Seite Skeletelemente, während die kontraktilen Fiederchen (Tentakelchen) die

orale Seite einsäumen.[1]) Sowohl das Skelet, als auch die Muskulatur, stammt bei den Alcyonariern vom Ektoderm, bei den Crinoiden vom Mesoderm; indessen schliesst diese Differenz einen Vergleich nicht aus, da mit der Ausbildung des Enterocöls, wie es den Echinodermen zukommt, sowohl Ektoderm, als auch Entoderm, die Bildungsfähigkeit für Muskulatur und Bindegewebe an das Mesoderm abgegeben haben und nun als Epiderm oder Enteroderm zu bezeichnen sind. Im Kelche der Crinoiden finden wir Enteron und Cölom gesondert: das letztere sendet radial geordnete Divertikel in den Stiel, die mit den radialen Cölenterontaschen der Alcyonarier zu vergleichen sind. Vom Cölothel entsteht die Gonade, wie bei den Alcyonariern vom Epithel der Cölenterontaschen; das erstere leitet sich aber direkt vom letzteren ab.

Fig. 265. Schema eines Urcrinoiden. *Os* Mund, *An* Anus, *Ep* Epiderm, *N.Str*, *N.Rg* epidermaler Nervenstreifen und -Ring, *N.Stm*, *N.Rg*$_1$ Cutis-Nervenstamm und Nervenring, *Cut* Cutis, *par.* u. *vi.Bl* parietales und viscerales Blatt, *Ent* Enteron, *Rg.C* und *Ra.C* Ring- und Radialkanal, *Stei.C* Steinkanal des Hydrocöls, *Proc* Procoel, *Hy.Po* Hydroporus, *Cö* Metacöl, *Go* Gonade, *A.Org* Achsenorgan, *Mes* Mesenterium.

Während so eine Reihe von Merkmalen, vor allem die äussere Form, sich ohne Schwierigkeit von den Verhältnissen der Alcyonarier ableiten lassen, liegen vor allem in zwei Hinsichten gewichtige Differenzen vor. Das vom Cölom gesonderte Enteron besitzt einen After und das Cölom zeigt im Gegensatz zu den zahlreichen Cölenterontaschen der Alcyonarier paarige Ausbildung. Beide Charaktere bedeuten Fortschritte in der architektonischen Differenzierung und erscheinen, wenn auch vielleicht nicht direkt als Vorbedingung bilateraler Symmetrie, so doch an diese gebunden (siehe bei Enteropneusten). Es sei nun die Frage aufgeworfen, welche Lage müssten Mund und After bei einer hypothetischen Ahnenform der Crinoiden, die sich von

[1]) Die Verzweigung der Crinoidenarme wird als unwesentlich hier nicht berücksichtigt.

Alcyonariern ableitet, einnehmen? Bei den Würmern leitet sich die Bauchfläche, welcher Mund und After angehören, von der prostomalen Polfläche ab (siehe bei Anneliden), während zugleich der apikale Pol sich einseitig, und zwar entsprechend der Lage des Mundes, verschiebt und mit dem letzteren das Vorderende markiert. Nehmen wir an, dass bei den Cölenteriern die gleichen morphogenetischen Gesetze, wie bei den Pleromaten, Bedeutung besitzen, so wäre eine sagittale Verbreiterung, bez. Verlängerung, des Rumpfes bei der Ahnenform der Crinoiden anzunehmen, während zugleich der Mund mitsamt dem Armkranz die vordere Region der neu geschaffenen Bauchfläche, der After das Hinterende derselben markieren würde.

Derart liegen aber die Verhältnisse bei den Crinoiden nicht. Die prostomale Fläche ist nicht verbreitert, der Mund liegt opponiert zum Stiel und der After zwar ausserhalb des Armkranzes, aber, wie aus der Ontogenese hervorgeht, vor dem Munde, nicht hinter ihm. Als Ursache dieses eigenartigen morphologischen Verhaltens, welches die Beurteilung der systematischen Stellung der Echinodermen in erster Linie erschwert, ist die asymmetrische Ausbildung eines Enterocölteils anzusehen. Nur der eigentliche Rumpfteil des in drei segmentale Abschnitte gegliederten Enterocöls, das Metacöl oder eigentliche Cölom, ist paarig, dagegen der mittlere (Mesocöl) und vordere (Procöl) unpaar. Auf das in morphologischer Hinsicht ziemlich bedeutungslose Procöl wird später eingegangen werden; es erscheint nur als Anhang am Mesocöl, mit dem es zusammen das Hydrocöl liefert. Das Hydrocöl ist aber gerade, weil an die Arme geknüpft, für die formale Ausbildung des Körpers von ausschlaggebender Bedeutung. Seine Beziehungen zum Munde, bedingt durch die Funktion der Tentakelchen als Hilfsmittel für die Nahrungszufuhr, machen eine radiale Anordnung der Arme notwendig; bei asymmetrischer Hydrocölentwicklung muss aber auch die Armbildung von einer Körperseite ausgehen. Das zieht jedoch Verlagerungen des Enterons und Metacöls nach sich; während die linke Körperseite allein für die Bildung der Arme und des Hydrocöls in Betracht kommt, erscheint die rechte in Hinsicht auf die apicale Körperhälfte begünstigt und liefert den Stiel mit seinen Cölarkanälen. Der Darm folgt bei der Entwicklung den Verschiebungen der Cölarräume, und so erklärt sich die am ausgebildeten Tiere so auffallende Lage des Afters. Wir dürfen annehmen, dass bei symmetrischem Baue der After hinter den Mund zu liegen gekommen wäre; es wären dann zehn Arme vorhanden, von denen je fünf auf einer Seite des Mundes sich befänden, und beide, gleich entwickelte, Metacöls würden Divertikel in den Stiel schicken. Eine Ursache für die Asymmetrie lässt sich selbstverständlich nicht angeben.

Ziehen wir auch die übrigen Echinodermen (Fig. 266) in den Kreis unserer Betrachtung, so erklären sich alle Abweichungen derselben von den Crinoiden durch den Mangel eines Stiels und die dadurch bedingte Lokomotionsfähigkeit. Mit der Rückbildung des Stiels verliert der apicale Pol gegenüber der entwickelten Bauchfläche alle Bedeutung, da er bei den Cölenteriern nicht einmal Träger von Sinnesorganen, wie bei den Pleromaten, sondern allein in Hinsicht auf die Festheftung von Bedeutung ist. Er rückt in die Nähe des Mundes und verschwindet infolge der Ausbildung der sekundären Hauptachse ganz. Beide Vorgänge sehen wir an den Echinodermenlarven in Vollzug und selbst schon an der Crinoidenlarve angedeutet. Denn wenn

auch der Mund hier erst nach der Festheftung des apicalen Poles, diesem opponiert, auftritt, so entsteht doch das Vestibulum, in welches er einmündet, in der Nähe des apicalen Pols an der freischwimmenden Larve und markiert an dieser die Bauchfläche; erst sekundär rückt

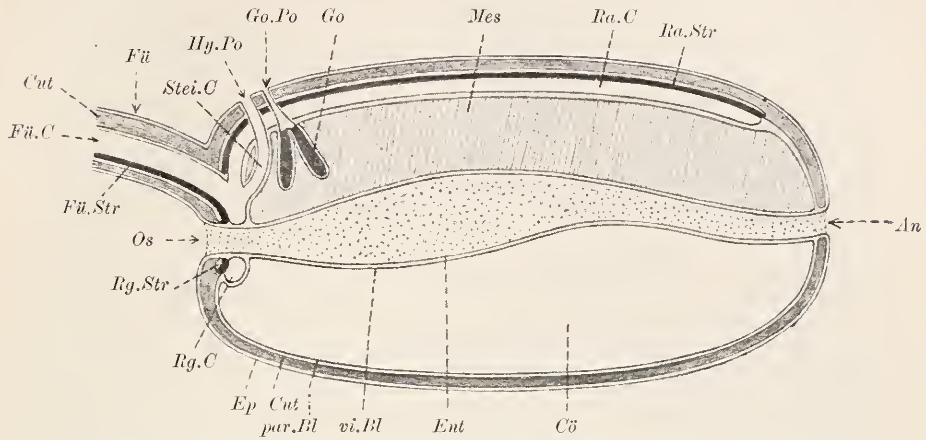


Fig. 266. Schema einer Holothurie. *Os* Mund, *An* After, *Ent* Enteroderm, *Ep* Epiderm, *Rg., Fü., Ra.Str* Ring-, Fühler- und Radialnervenstreifen in profunder Lage, *Rg., Fü., Ra., Stei.C* Ring-, Fühler-, Radial-, Steinkanal des Hydrocöls, *Hy.Po* Hydroporus, *Fü* Fühler, *Cut* Cutis, *par., vi.Bl* parietales, viscerales Blatt, *Cö* Metacöl, *Go* Gonade, *Go.Po* Gonoporus.

es vom apicalen Pole hinweg. Die Larve zeigt also eine höhere morphologische Ausbildung, die zu Gunsten der ererbten Radialsymmetrie unterdrückt wird. Solche Auffassung ermöglicht das Verständnis der Echinodermenarchitektonik, wie es bei Annahme des Häckel'schen biogenetischen Grundgesetzes nicht zu erlangen ist (siehe bei Spongien die präzise Formulierung und die Begründung der hier vertretenen biogenetischen Auffassung).

Bei den übrigen Echinodermen liegt der Mund dauernd in Benachbarung des apicalen Poles. Wir finden Larvenformen von grosser architektonischer Regelmässigkeit, bei denen Mund und After an der Bauchfläche entwickelt sind, so dass eine äusserliche Aehnlichkeit mit der Trochophora sich ergiebt (Larven der Seesterne und Holothurien). Hier ist die sekundäre Hauptachse scharf ausgeprägt; der das Vorderende markierende apicale Pol ist oft Sitz bizarr geformter Anhänge (*Pluteus, Brachiolaria*). Bei den Holothurien (*Cucumaria*) ist er auch bei der Metamorphose zunächst noch nachweisbar. Die Metamorphose, die bei den mit Armen versehenen Echinodermen, und auch noch bei den Seeigeln, mit auffälligen Veränderungen der Körperform verbunden ist, verläuft hier in unauffälliger Weise.

Gemäss dem Vorgetragenen erscheint die Ableitung der Echinodermen von den Cnidariern gesichert. Es sei nun auf Punkte von mehr nebensächlicher Bedeutung eingegangen. Das Enteron zeigt nichts Auffallendes. Es bildet das gesamte Verdauungsrohr, das bei den Asteroiden, bei denen die Arme die massigste Entwicklung erfahren, radiale Divertikel in diese sendet. Sowohl Stomo-, als Proktodäum fehlen meist. Von den drei Leibeshöhlensegmenten ist das unpaare Procöl ohne Einfluss auf die Körperform und entweder sekundär

ganz reduziert oder als Anhang des Steinkanals (siehe unten) erhalten. Es liefert die dorsal gelegene Ausmündung des Hydrocöls (Hydroporus). Das Mesocöl ist in manchen Fällen paarig angelegt, doch wird die rechte Hälfte immer rückgebildet. Es entsteht mit Pro- und Metacöl gemeinsam (Vasoperitonealblase), trennt sich aber vom letzteren, manchmal auch vom ersteren, durch Segmentierung der Blase, tritt jedoch sekundär wieder mit dem Procöl in Verbindung (Steinkanal). Das Hydrocöl nimmt von aussen, durch den Hydroporus, Wasser auf und vermag mittelst desselben die tentakel- oder füsschenartigen Anhänge der Arme zu schwellen. Es besteht, ausser aus dem Steinkanal und den Tentakelkanälen, aus einem Ringkanal, der das vorderste Darmende umgiebt, und aus fünf Radialkanälen nebst ampullenartigen Anhängen. Zuerst allein für die Nahrungszufuhr, vermittelst der Tentakelchen, von Bedeutung, findet das Hydrocöl bei den Ophiuren und höheren Formen für die Lokomotion eigenartige Verwendung. Bei den Synapten ist es stark zurückgebildet.

Das paarige Metacöl oder eigentliche Cölom erweist seine Ableitung von den Cölenterontaschen der Anthozoen schon dadurch auffallend, dass es lokal noch hoch veranlagt ist und Nervenzellen zu entwickeln vermag, die in den Hyponeuralstreifen fast allgemein verbreitet, in den Cölomstreifen auf die Asteroiden (siehe im speziellen Teil) und Ophiuroiden beschränkt sind. Vom Cölothel leiten sich auch die Genitalzellen (siehe bei Crinoiden) ab, die an entfernten Stellen in einfach gestalteten Gonaden zur Ausbildung kommen. Ferner stammen vom Cölothel wahrscheinlich auch das exkretorisch (als Speicherniere, CUÉNOT) funktionierende Achsenorgan und die Blutgefässe, die beide, zu einander und zu den Gonaden, in noch nicht völlig aufgeklärten verwandtschaftlichen Beziehungen stehen. Auf die mannigfaltige Gliederung des Cöloms kann hier nicht eingegangen werden. Hervorgehoben sei noch der Mangel einer Niere.

Fig. 267. *Holothuria tubulosa*, Gastrulation und Cutisbildung, nach SELENKA aus KORSCHELT und HEIDER. *ap* apical, *pro* prostomal, *Ep* Epiderm, *En* Entoderm, *Cut* Cutis.

Cutis.

Schwierig bleibt in phylogenetischer Hinsicht die Deutung der Cutis mit ihrem Skeletgewebe und ihrer Muskulatur. Sie entsteht sehr zeitig vom Entoderm durch Auswanderung von Zellen (Fig. 267); zum Cölothel steht sie in keiner Beziehung. Diese Bildungsweise erinnert an das Plerom der Pleromaten, das allerdings an das Ektoderm gebunden ist; es lässt sich aber besser die Anschauung vertreten, dass die Cutis bei der Crinoidenurform gleichfalls cölothelialen Ursprungs war, dieser aber durch Auflösung des betreffenden Cölardivertikels bei der Anlage phylogenetisch sekundär verwischt wurde. Das würde völlig entsprechen einer Aenderung in der Bildungsweise des axialen Bindegewebes, wie wir sie unter den Euchordaten treffen. Während bei *Amphioxus* das axiale Bindegewebe cölothelial entsteht und dauernd cölothelial liegt

(Sklerocöl), unterbleibt bei den Vertebraten die Bildung des Sklerocöls und das axiale Bindegewebe entsteht durch lokale Zellauswanderung (Sklerotom) aus der Episomfalte, welche auch Stammmuskulatur und Cutis liefert. Zu Gunsten des Vergleiches spricht die Entstehung der Echinodermencutis an jener Entodermstelle, welche auch die Vasoperitonealblase liefert; wir können mit grosser Berechtigung von einem Sklero-Myotom der Echinodermen reden.

Sklero-Myotom.

Fragen wir, ob bei den Cnidariern eine der Echinodermencutis entsprechende Bildung vorliegt, so kann nur die Cutis der Alcyonarier (siehe bei diesen) in Betracht kommen. Diese ist zwar ektodermalen Ursprungs, allein wir dürfen annehmen, dass ebenso wie die Bildung der Längsmuskulatur, die Cutisbildung an das Enterocöl abgetreten wurde.

Die ektodermalen Nervenstämme befinden sich, wie bei den Cnidariern, in basiepithelialer Lage und charakterisieren das zugehörige Epiderm als Nervenstreifen, welche sich in ihrem Verlaufe an die Radialkanäle und den Ringkanal des Hydrocöls anschliessen. Da auch die Hyponeuralstreifen und die Blutgefässe zum Teil an die Hydrocölkanäle gebunden sind, so ergiebt sich die als Anthodium (Häckel) bezeichnete Organgruppe, die im Umkreis des Mundes und an der Ventralfläche der Arme, oder bei Mangel letzterer, am Körper, entwickelt ist. In Hinsicht auf das Nervensystem sind die Crinoiden bemerkenswert, da sie gesonderte Markstämme in der Cutis besitzen, deren Entstehung noch unbekannt ist. Die epidermalen Nervenstreifen sind in vielen Fällen durch Abfaltung in die Tiefe verlagert und bilden derart Vorstufen des Kanalmarks der Vertebraten und Enteropneusten.

Ueber die Larven siehe bei Enteropneusten.

Enteropneusta (Eicheltiere).

Die verwandtschaftliche Beziehung der Enteropneusten zu den Echinodermen tritt am deutlichsten bei Vergleich der Larven hervor. Wir wollen letztere (Fig. 268) zuerst besprechen und dann sehen, in wie weit auch die ausgebildeten Tiere vergleichbar sind. Bei dem Vergleich der Larven sei auch die Trochophora (Fig. 269) der Zygoneuren und die Actinotrocha (*Phoronis*larve (Fig. 270)) in Betracht gezogen. Die Larve der Enteropneusten ist als Tornaria bekannt; von den Echinodermenlarven erscheinen am ähnlichsten die Bipinnaria der Seesterne und die Auricularia (Fig. 271) der Holothurien.

Fig. 268. Tornaria, nach Lang. *Os* Mund, *An* After, *ap* Scheitelpol, *pr.*, *po.*, *cir. W* präorale, postorale, circumanale Wimperschnur, *Proc* Procöl, *Po* Porus desselben, *He* Herz, *Mesoc* Mesocöl, *Cö* Metacöl.

Die Form aller genannten Larven zeigt grosse Aehnlichkeit, indessen lassen sich auch schon äusserlich Differenzen von wesentlicher Bedeutung feststellen. Bei der Trochophora sind apicale und prostomale Körperregion scharf durch den präoralen Wimperkranz, der rechtwinklig zur Primärachse verläuft und eine Transversalebene bezeichnet, gesondert. Bei allen Enterocölier-

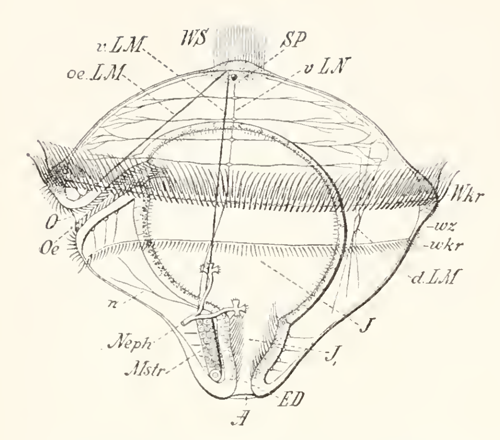


Fig. 269. Trochophora-Larve von Polygordius. *Wkr* präoraler Wimperkranz, *wkr* postoraler Wimperkranz, *wz* adorale Wimperzone, *WS* apicaler Wimperschopf, *O* Mund, *Oe* Speiseröhre, *J* Magen, *J,* Darm, *ED* Enddarm, *A* After, *Neph* Nephridium, *Mstr* Mesodermstreifen, *vLM* ventraler Längsmuskel, *dLM* dorsaler Längsmuskel, *oeLM* Längsmuskel, der zur Speiseröhre zieht, *SP* Scheitelplatte, *vLN* ventraler Längsnerv (Schlundcommissur), *n* Nerven. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

larven gehört dagegen der Mund zur apicalen Region und die Hauptwimperschnur verläuft bei der Bipinnaria, Tornaria und Actinotrocha postoral, dabei nicht den Körper in transversaler Richtung umgreifend, sondern von der Ventralfläche zum Scheitelpole aufsteigend. Bei der Auricularia setzt sie sich, den Scheitelpol nicht berührend, direkt in eine präorale Schnur fort, die auch der Bipinnaria und Tornaria zukommt. Es existiert demnach bei der Auricularia eine circumorale Schnur, die als Ausgangspunkt der post- und präoralen Wimperschnüre der übrigen Larven anzusehen ist. Da aus ihr bei der Actinotrocha die Tentakeln der ausgebildeten *Phoronis* hervorgehen, so ist sie als Organ von phylogenetischer Bedeutung, das sich vermutlich vom Tentakelkranz der Cnidarier ableitet, anzusehen. Gegen diese Auffassung lässt sich allerdings einwenden, dass bei den Echinodermen die Tentakeln unabhängig von der Wimperschnur entstehen. Indessen ist

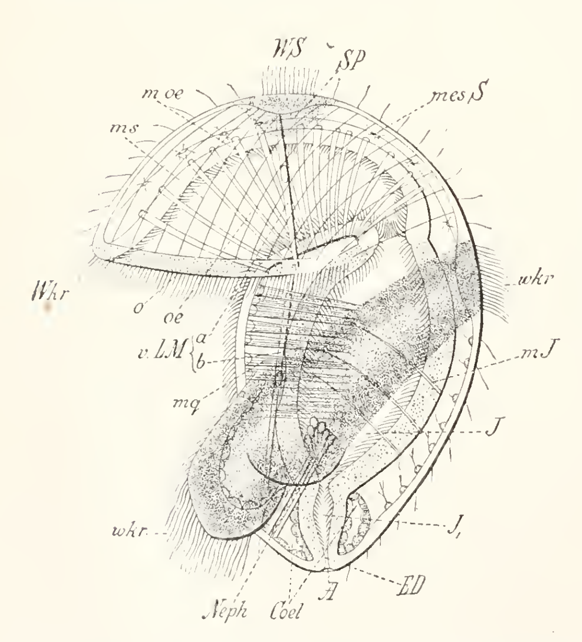


Fig. 270. Larve von Phoronis, sogenannte Actinotrocha. Der mächtig entwickelte postorale Wimperkranz zeigt in diesem Stadium nur erst Andeutungen der Tentakelbildung. *ms* Muskeln des Scheitelfeldes, *moe* Muskeln des Oesophagus, *mesS* mesodermale Membran. *mq* Quermuskeln, *Coel* Coelomsack, den Darm umgreifend und paarig vorhanden. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 269. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

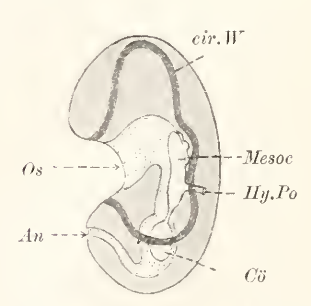


Fig. 271. Auricularia, nach LANG. *Os* Mund, *An* After, *cir.W* circumorale Wimperschnur, *Hy.Po* Hydroporus, *Mesoc* Mesocöl, *Cö* Metacöl.

die Asymmetrie des ausgebildeten Tieres gegenüber der symmetrischen Ausbildung der Larve und das späte Vorwuchern der Hydrocöldivertikel nach aussen zu berücksichtigen. Da wir die Tentakeln aller Tentakulaten (siehe unten) homologisieren dürfen und z. B. bei *Cephalodiscus* die Hohlräume der Tentakeln als Mesocöl zu deuten sind, so erweisen sich auch die Tentakeln der Echinodermen, deren Cölothel zum Mesocöl gehört, als homolog mit den Tentakeln der Tentakulaten.

Ein fundamentaler Unterschied der Enterocölierlarven zur Trochophora scheint in Hinsicht auf den Verschluss des Blastoporus vorzuliegen. Bei den Echinodermen geht das Prostoma direkt in den After über, während der Mund als Neubildung im apicalen Bereiche auftritt; es scheint demnach die ventrale Fläche durch entsprechendes Wachstum des apicalen Larventeiles, nicht aber durch Verschluss des Blastoporus selbst, wie bei den Anneliden, zu entstehen. Das Gleiche würde für die Enteropneusten, Chätognathen, Tunikaten und *Amphioxus* gelten. Daraus wäre zu folgern, dass bei allen Cölenteriern die primäre Hauptachse dauernd gewahrt bleibt, also auch die ausgebildeten Enterocölier radial-, nicht bilateralsymmetrisch gebaut sind. Indessen kann einer solchen Anschauungsweise, obgleich sie den Gegensatz zwischen Pleromaten und Cölenteriern ungemein verschärfen würde, nicht beigestimmt werden. Denn erstens geht bei *Phoronis* und wohl auch bei den Brachiopoden, die hier beide zu den Cölenteriern aus schon erwähnten und noch zu erwähnenden Gründen gerechnet werden, der Mund direkt aus dem Prostoma hervor; wir sehen also eine Mannigfaltigkeit der Entwicklungsweise, die den Vergleich mit den Pleromaten vermittelt. Zweitens ist aber auch bei den ersterwähnten Cölenteriern eine Konkrescenz des Blastoporus anzunehmen, wenn sie auch nicht zur Bildung einer Nahtlinie wie bei *Phoronis* und den Anneliden führt; denn die Formveränderungen des Keims bei der Ventralflächenbildung entsprechen einem Wachstum in der Sagittal-, nicht aber in der primären Hauptachse, wobei zugleich das Prostoma fortschreitend gegen rückwärts eingeengt und in vielen Fällen ganz verschlossen wird. Die Bildung des Medullarkanals und des Mesoderms bei den Chordaten entspricht ferner in den Lagebeziehungen gar zu auffallend der Bildung von Bauchmark und Somiten bei den Articulaten, als dass für beide Gruppen völlig differente Symmetrie angenommen werden könnte. Wiederum lässt aber die ausgesprochene phylogenetische Beziehung der Chordaten zu den Prochordaten (siehe bei *Amphioxus*) die Annahme einer Symmetriedifferenz nicht zu. Somit erscheint die spezielle Art des Blastoporusverschlusses für Mund- und Afterbildung in beiden Metazoengruppen als nebensächlich. Bemerkt sei übrigens, dass gerade bei den Enterocölierlarven Andeutungen radialer Symmetrie, die bei den jüngeren Stadien der Plerocölierlarven nichts Seltenes sind, überhaupt nicht nachweisbar sind, was die hier vertretene Anschauung hinsichtlich der Symmetrie nur bekräftigt.

Von der inneren Organisation wurde bereits die Ausbildung des Enterocöls erwähnt. Das gesamte Mesoderm leitet sich bei den Enterocölierlarven vom Urdarm, bei der Trochophora vom Ektoderm ab. Im einzelnen liegen mannigfaltige Differenzen vor. Bei den Echinodermen entsteht die Cutis neben der Vasoperitonealblase, die sich in die drei Segmente gliedert; bei der Tornaria fehlt, ebenso wie bei der Actino-

trocha, eine typische Cutisanlage, und es entstehen gesondert ein unpaares Procöl (Eichelcölom), ein paariges Mesocöl (Kragencölom) und ein paariges Metacöl (Rumpfcölom). Bei der Actinotrocha erscheint die Mesodermbildung etwas modifiziert, insofern die Endothelien des Pro- und Mesocöls gemeinsam durch lokalisierte Abspaltung und das Metacöl durch undeutliche Abfaltung vom Urdarm entstehen. Eine neue genaue Untersuchung der Mesodermbildung wäre hier zu wünschen. Als Unterschied zur Trochophora ist auch der Mangel eines Protonephridiums anzusehen. Sehr zeitig tritt bei manchen Echinodermenlarven (Auricularia) und bei der Tornaria eine Ausmündung des Procöls (Hydroporus) auf; bei der Actinotrocha scheint dagegen eine Ausmündung des Mesocöls, wie sie der ausgebildeten *Phoronis* zukommt, vorzuliegen. Wenigstens sprechen dafür die direkten Angaben von Masterman und Roule, sowie die indirekte Angabe Caldwells, dass das Larvennephridium zum Metanephridium der *Phoronis* werde. Nach Hatschek ist allerdings das Nephridium der mediterranen Actinotrocha ein Protonephridium; auch in dieser Hinsicht wären also erneute genaue Untersuchungen zu wünschen.

Der apicale Pol ist bei der Trochophora (Fig. 272) ein Sinnes-

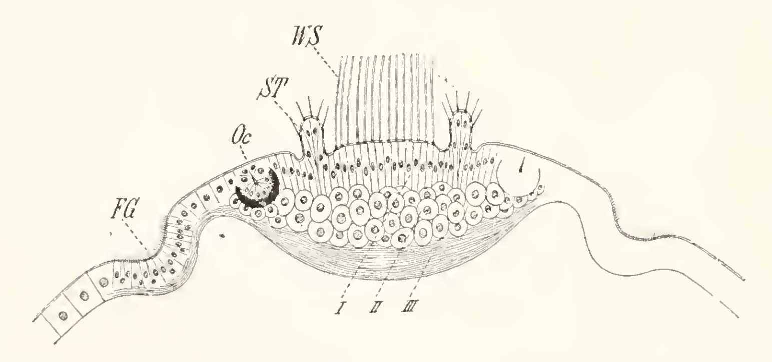


Fig. 272. Frontaler Durchschnitt der Scheitelplatte, schematisch. *I* Deckschicht und Sinneszellenschicht, *II* Ganglienschicht, *III* Nervenschicht, *WS* Wimperschopf, *ST* Primärtentakel, *Oc* Scheitelauge, *FG* Flimmergrube. Aus dem Lehrbuch von Hatschek.

centrum, von dem sich das Gehirn ableitet. Bei den Echinodermenlarven entbehrt er nervöser Elemente, die dagegen bei der Tornaria und Actinotrocha vorkommen, aber nichts mit den Centren der ausgebildeten Tiere zu thun haben und bei der Metamorphose verschwinden. Der Scheitelpol hat also bei allen Cölenteriern, die ihn nicht mehr zur Festheftung benutzen, jede Bedeutung für die Imago verloren.

Zum Schluss der Larvenbesprechung sei noch die Furchung berücksichtigt. Wie bei den Cnidariern ist die Furchung bei den Enterocöliern eine indeterminierte. Die zunächst entstehenden Zellen haben alle das Vermögen bei Isolierung ein Ganztier zu erzeugen, sind also äquipotentiell veranlagt; es geht ihnen eine bestimmte prospektive Bedeutung in Hinsicht auf die Organbildung, wie sie bei den Plerocöliern allgemein nachweisbar ist, völlig ab und erst an der ausgebildeten Blastula (Fig. 273) lässt sich eine animale Region, welche

das Epiderm liefert, von einer vegetativen Region (Entoderm), welche Enteron und Cölom liefert, unterscheiden. Diese bedeutungsvollen Merkmale gelten auch für die Furchungsstadien der direkt sich entwickelnden Prochordaten (z. B. *Sagitta*) und Chordaten und sind derart ein wesentlicher Beleg für die Zusammengehörigkeit aller Cölenterier.

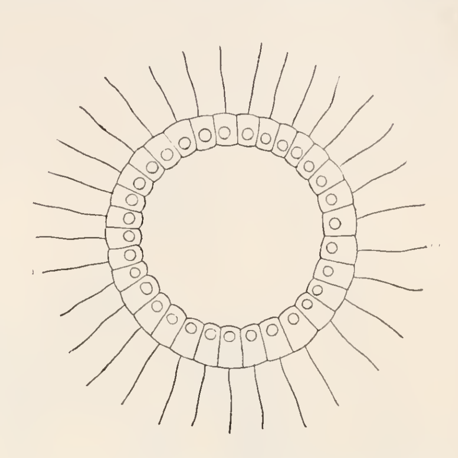


Fig. 273. Keimblasenstadium eines Seeigels (nach SELENKA). Die Blastodermzellen sind mit Geisseln versehen, mittelst welcher die Keimblase frei umherschwimmt. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

Bei der Besprechung der Imago lassen wir *Phoronis* aus dem Spiele (siehe bei Tentakulaten). Die Enteropneusten (Fig. 274) gehen ohne wesentliche Metamorphose aus der Larve hervor und zeigen den gleichen typisch bilateralen Bau wie diese. Was in der Echinodermenlarve angestrebt erscheint (siehe bei Echinodermen), ist bei den Enteropneusten erreicht. Der Körper gliedert sich scharf, entsprechend den Cölarräumen, in Eichel, Kragen und Rumpf (Pro-, Meso- und Metasoma); der Mund kommt ventral an das Vorderende der Kragen-

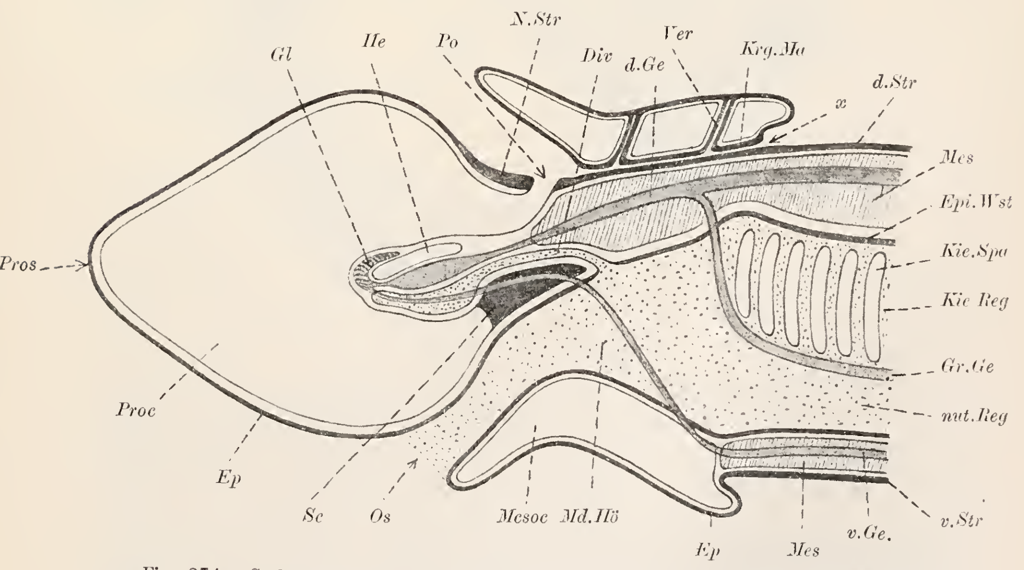


Fig. 274. Schema des Vorderendes eines Enteropneusten (*Ptychodera*). *Os* Mund, *Md.Hö* Mundhöhle, *Kie.* und *nut.Reg* Kiemen- und nutritorische Region des Schlundes, *Div* Divertikel, *Epi.Wst* Epibranchialwulst, *Ep* Epiderm, *Pros* Prosoma (Eichel), *N.Str* Neuralstreifen der Eichel, *d.* und *v.Str* dorsaler und ventraler Neuralstreifen des Rumpfes, *Krg.Ma* Kragenmark, *x* hinterer Eingang in dasselbe, *Ver* Verbindungsstränge (hohl) mit Epiderm des Kragens, *Proc* Procöl, *Mesoc* Mesocöl, *Mes* Mesenterium, *d.*, *Gr.*, *v.Ge* dorsales, Grenz-, ventrales Gefäss, *Gl* Glomerulus, *He* Herz, *Po* Porus des Procöls, *Sc* Eichelskelet, *Kie.Spa* Kiemenspalte.

region zu liegen. Ausser dem Procöl münden auch Meso- und Metacöl, beide durch paarige Pforten. nach aussen. Das Mesocöl umgiebt den vordersten Darmabschnitt ebenso wie es der Ringkanal des Hydrocöls bei den Echinodermen thut. Die Unterschiede zu den Echinodermen sind zahlreich. Eine Cutis fehlt ganz. Das Blutgefässsystem ist viel höher differenziert. Am langgestreckten Rumpf unterscheiden wir eine Genital-, Leber- und Abdominalregion. Die erstere ist zugleich, wenigstens teilweise, Kiemenregion. Durch den Besitz von Kiemenspalten. K i e m e n s p a l t e n (Fig. 275) erheben sich die Enteropneusten wesentlich

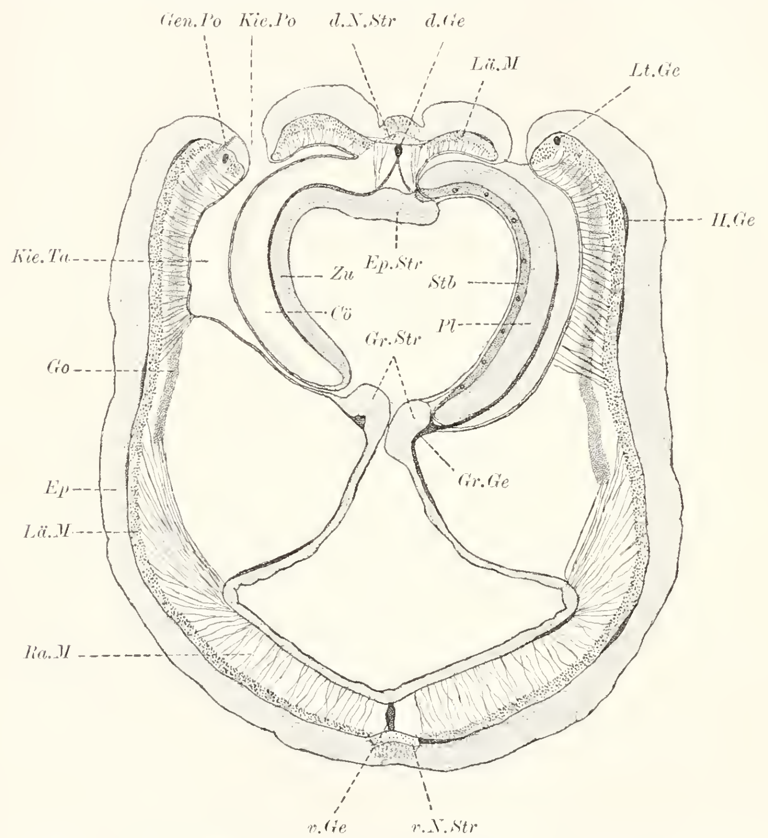


Fig. 275. *Ptychodera minuta*, Querschnitt durch die Kiemenregion, schematisch, nach SPENGEL. *d.* und *v.N.Str* dorsaler und ventraler Nervenstreifen, *d.*, *v.*, *Gr.*, *Lt.* und *H.Ge* dorsales, ventrales, Grenz-, Lateral- und Hautgefäss, *Lä.* und *Ra.M* Längs- und Radialmuskulatur, *Kie.Po* und *Ta* Kiemenporus und -Tasche, *Zu* und *Cö* Innenepithel und Cölom einer Zunge, *Stb* und *Pl* Stab und Bindegewebsplatte eines Hauptbogens, *Ep.* und *Gr.Str* Epibranchial- und Grenzstreifen, *Go* Gonade, *Gen.Po* Genitalporus, *Ep* Epiderm.

über die Echinodermen. Es wird hier nicht näher auf die Kiemenbildung und andere Merkmale des Enterons eingegangen, da sie bei *Amphioxus* genauere Berücksichtigung finden. Vom Nervensystem ist zu erwähnen, dass es geweblich völlig dem der Echinodermen und Cnidarier entspricht. Wir finden im Epiderm einen diffusen Plexus, der sich dorsal und ventral zu dicken Markstämmen verdichtet (dorsaler und ventraler Nervenstreifen), die an der Grenze von Kragen und Rumpf durch

einen Ringstamm verbunden sind. Der dorsale Streifen ist in der Kragenregion als Kanalmark (Kragenmark) in die Tiefe verlagert. Ein mesodermales Nervensystem fehlt ganz. Bemerkenswert ist ein grosser Blutgefässknäuel (Glomerulus), der in der Wand des Eichelcöloms, nahe dem Eichelporus, liegt und dem sich eine sog. Herzblase unbekannter Herkunft innig anschmiegt. Auf die Bedeutung dieser Organe wird bei *Amphioxus* hingewiesen; es scheint aber auch, als wenn in Hinsicht auf dieselben engere Beziehungen zu den Echinodermen bestehen, denn von BURY wird bei den Larven derselben eine kontraktile Herzblase in entsprechender Lage zum Achsenorgan und Procöl beschrieben und mit den genannten Bildungen der Enteropneusten verglichen. Ueber die Gonaden und manche anderen Einzelheiten siehe bei *Amphioxus*.

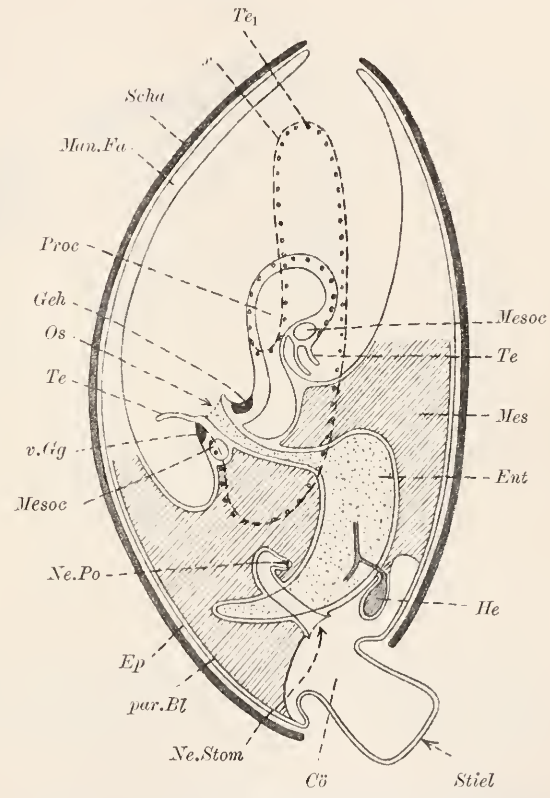


Fig. 276. Schema eines Brachiopoden, nach KORSCHELT u. HEIDER, combiniert. *Scha* Schale, *Man.Fa* Mantelfalte, *Ep* Epiderm, *Te* Tentakel, *x* Contur eines Seitenarms mit Ansatzpunkten von Tentakeln (Te_1), *Os* Mund, *Ent* Enteron (After fehlt), *Proc* Procöl, *Mesoc* Mesocöl, *Cö* Metacöl, *Mes* Mesenterium, *He* Herz, *Geh* Gehirn, *v.Gg* ventrales Ganglion, *Ne.Stom* Nephrostom, *Ne.Po* Nephroporus, *par.Bl* parietales Blatt.

Tentaculata (Tentakeltiere).

Die Gruppe der Tentakulaten umfasst Tiergruppen, die noch in vielen Hinsichten unzulänglich bekannt sind. Hier werden deshalb nur die wichtigsten Merkmale berücksichtigt. Die Hauptcharaktere aller Formen liegen in der festsitzenden Lebensweise und in der Entwicklung von Tentakeln. Die Festheftung erfolgt aber nicht, wie bei den Cnidariern und Crinoiden, mit dem apicalen Pol, sondern mit der Bauchseite. Diese erscheint enorm vergrössert und in den Stiel fortgesetzt, von dem ungeschlechtliche Vermehrung (Koloniebildung), ausser bei den Brachiopoden (Fig. 276), ausgeht. Die Rückenseite ist dagegen auffallend kurz, derart, dass der After in die Nähe des Mundes zu liegen kommt. Trotzdem ist eine Gliederung des Körpers in drei Segmente, wie bei den Enteropneusten, nachweisbar. Vor dem Munde liegt dorsal das Epistom (Prosoma) mit der Epistomhöhle; beide können sekundär fehlen, wie bei vielen Bryozoen. Das Procöl mündet

allein bei *Cephalodiscus* (Fig. 277) nach aussen und zwar durch paarige Pforten. Das zweite Körpersegment (Mesosoma) ist äusserlich durch die Tentakeln charakterisiert. Diese entspringen entweder direkt vom Körper oder stehen auf besonderen Armträgern (Lophophoren); immer

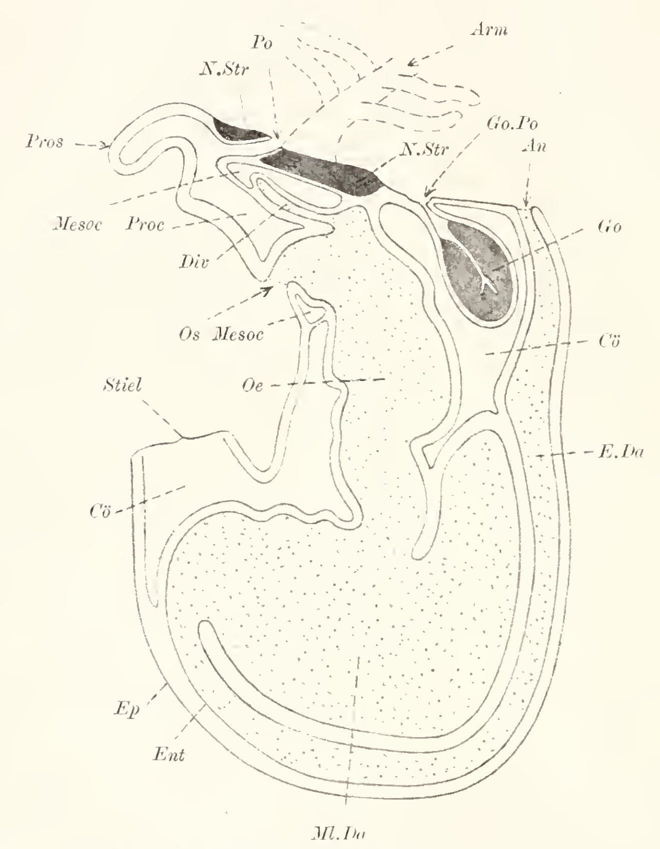


Fig. 277. *Cephalodiscus dodecalophus* M'Int, Längsschnitt, nach A. Lang. *Os* Mund, *An* After, *Pros* Prosoma, *N.Str* Neuralstreifen, *Oe* Oesophagus, *Ml.Da* Mitteldarm, *E.Da* Enddarm, *Ep* Epiderm, *Ent* Enteroderm, *Proc* Procöl, *Po* Porus desselben, *Mesoc* Mesocöl, *Cö* Metacöl, *Div* Darmdivertikel, *Go* Gonade, *Go.Po* Gonoporus.

ist ihre Anordnung eine bilateralsymmetrische. Das Mesocöl bildet einen Ring um den vordersten Darmabschnitt und sendet Divertikel in die Tentakeln, die derart mit den Echinodermententakeln vergleichbar werden. An das Mesosoma ist das Nervensystem vorwiegend gebunden; es bildet dorsal zwischen den Tentakeln, am Uebergang zum Prosoma, das Gehirn, welches entweder als oberflächlicher oder als in die Tiefe gesunkener, dann bläschenförmiger, Nervenstreifen (Bryozoen, Fig. 278) entwickelt ist und sich in einen Ringstreifen fortsetzt, der den Mund umgiebt und mit dem Ringstreifen der Echinodermen verglichen werden kann. Ausmündungen des Mesocöls kommen nur *Cephalodiscus* und, wie es scheint, auch den Bryozoen zu; bei letzteren hängt das Mesocöl mit dem Metacöl zusammen und vermittelt derart eine Ausmündung des Metacöls. Das dritte weitaus grösste Körper-

segment (Metasoma, Rumpf) enthält den langen, gewunden verlaufenden Darm, der dicht an der Grenze zum Mesosoma, also unmittelbar hinter den Tentakeln, dorsal ausmündet. Das geräumige Metacöl mündet bei *Phoronis* (Fig. 279) und den Brachiopoden durch Metanephridien nach aussen.

Die Entstehung des Cöloms ist noch ungenügend bekannt. Ueber *Phoronis* siehe bei Enteropneusten. *Cephalodiscus* und *Rhabdopleura* (Fig. 280) sind ontogenetisch nicht untersucht, doch dürften sie sich, nach dem ausgebildeten Tier zu schliessen, eng an die Enteropneusten anschliessen. Die Entwicklung der Bryozoen ist durch Abschnürungen und Regenerationen stark verwischt; beiderlei Vorgänge spielen übrigens auch bei *Phoronis* eine grosse Rolle, ohne jedoch das Entwicklungsbild wesentlich zu beeinflussen. Die Brachiopoden sind typische Enterocölier; bei ihnen wird die Formbildung durch die Ausbildung der Kalkschale stark modifiziert.

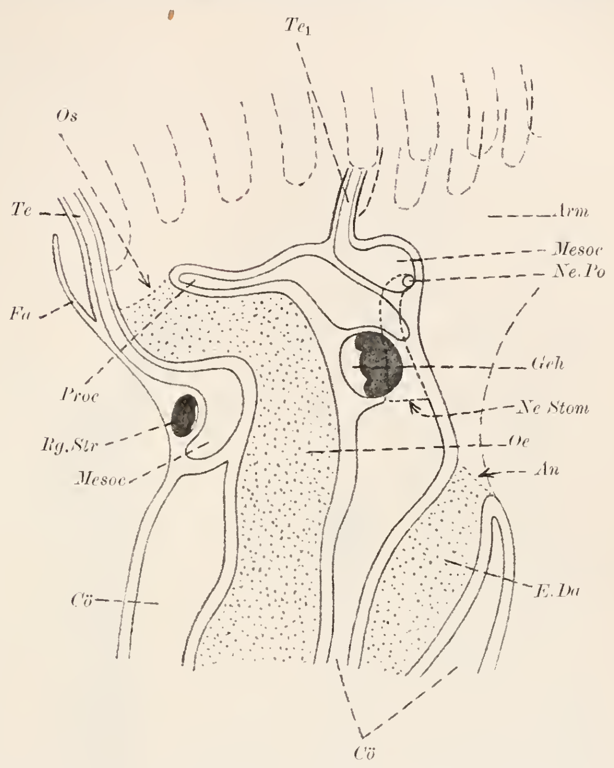


Fig. 278. Schema einer phylactolämen Bryozoe, Vorderende, combiniert nach BRAEM und CORI. *Os* Mund, *An* After, *Oe* Oesophagus, *E.Da* Enddarm, *Arm* Lophophor, *Te* ventraler, Te_1 dorsaler Tentakel, *Fa* Tentakelfalte, *Ne Po* Nephroporus (?), *Ne.Stom* Nephrostom (?), *Geh* Gehirn, *Rg.Str* Ringnervenstreifen, *Proc* Procöl, *Mesoc* Mesocöl, *Cö* Cölom.

Von Besonderheiten einzelner Gruppen sind folgende hervorzuheben. *Cephalodiscus* und *Rhabdopleura* schliessen sich durch Entwicklung eines vorderen Darmdivertikels den Enteropneusten (siehe *Amphioxus*) eng an; *Cephalodiscus* ist sogar durch den Besitz eines Paares von Kiemenspalten ausgezeichnet und wird deshalb vielfach mit den Enteropneusten systematisch vereinigt. Ob *Phoronis* als Larve (*Actinotrocha*) Rudimente eines Divertikels und Kiemenpaares besitzt, wie aus den Beschreibungen von MASTERMAN für die atlantische Form hervorzugehen scheint, bedarf erneuter Prüfung; von der mediterranen Form ist nichts entsprechendes bekannt. *Phoronis* besitzt ein stark entwickeltes Blutgefässsystem, das im Bereich des Mesosoma einen Gefässknäuel bildet. Uebrigens kommen Blutgefässe und Glomerulus auch *Cephalodiscus* in ähnlicher Form wie bei den

Enteropneusten zu. Die Gonaden, die immer dem Metasoma angehören und von der Wand des Metacöls gebildet werden, münden hier dorsal zwischen Mesosoma und After, wie bei den Enteropneusten aus.

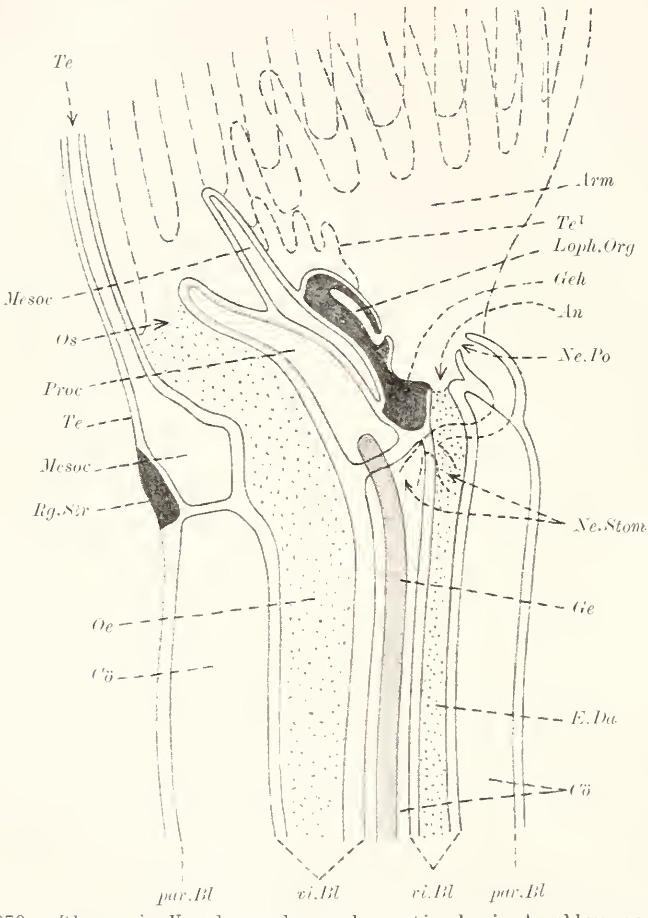


Fig. 279. *Phoronis*-Vorderende, schematisch, in Anschluss an CORI. *Os* Mund, *An* After, *Arm* Lophophor, *Te* ventraler Tentakel, Te_1 jüngster dorsaler Tentakel, *Geh* Gehirn, *Loph.Org* Lophophororgan, *Oe* Oesophagus, *E.Da* Enddarm, *Proc* Procöl, *Mesoc* Mesocöl, *Cö* Cölom, *Rg.Str* Ringnervenstreifen, *par.*, *vi.Bl* parietales, viscerales Blatt, *Ne.Stom* Nephrostomen, *Ne.Po* Nephroporus, *Ge* Blutgefäss.

Chätognatha (Pfeilwürmer).

An der Zugehörigkeit von *Sagitta* und *Spadella* zu den Enterocöliern ist nicht zu zweifeln, aber ihre spezielle Zuordnung zu Gruppen derselben erscheint problematisch. Gewisse Anhaltspunkte verweisen auf Beziehungen zu den Brachiopoden, weshalb sie an dieser Stelle angeführt werden. Der Körper (Fig. 281) ist gestreckt und in drei Segmente gegliedert, von denen das vorderste, in welches die larvalen sog. Kopfhöhlen (die vordersten paarigen Cölomabschnitte) (Fig. 282), eingehen und eine komplizierte Kopfmuskulatur liefern, nicht als Pro-, sondern als Mesosoma zu betrachten ist. Es wird vom Vorderdarm durchsetzt,

der ganz am Vorderende ausmündet, und ist von einer ringförmigen Hautfalte umgeben, die der Mantelfalte der Brachiopoden ihrer Entstehung nach verwandt erscheint. Unter der Falte entspringen mächtige Kiefern, die ihrer Lage und paarigen Anordnung nach vielleicht auf den Tentakelapparat der Tentakulaten zu beziehen sind. Dorsal, weit vorn, liegt in der Tiefe des Epiderms das Gehirn, das durch einen Neuroporus nach aussen ausmündet und daher als, wenn auch stark modifiziertes, Kanalmark aufzufassen ist (siehe die Beschreibung im spez. Teil). Ein eigentliches Prosoma scheint völlig zu fehlen. Dass das zweite Segment nicht als Mesosoma gedeutet werden kann, ergiebt sich aus seiner Beziehung zur Gonadenbildung; es ist ebenso wie das dritte Segment mit geräumiger, vom Urdarm abgefalteter Leibeshöhle ausgestattet und als Metasoma zu deuten, welches sich demnach bei den Chätognathen in zwei Segmente geteilt hätte. Das Enteron mündet an der Grenze des zweiten Segments zum dritten aus. Im dritten Segment entstehen die männlichen Geschlechtszellen, während das zweite die weiblichen liefert; die Chätognathen sind also Hermaphroditen. Die sog. Ovidukte, die innen geschlossen enden, und die Samengänge sind als mehr oder minder modifizierte Metanephridien zu deuten. An der ventralen Fläche des zweiten Segments liegt im Epiderm ein umfangreiches Bauchganglion, das mit dem Gehirn durch eine Kommissur verbunden ist.

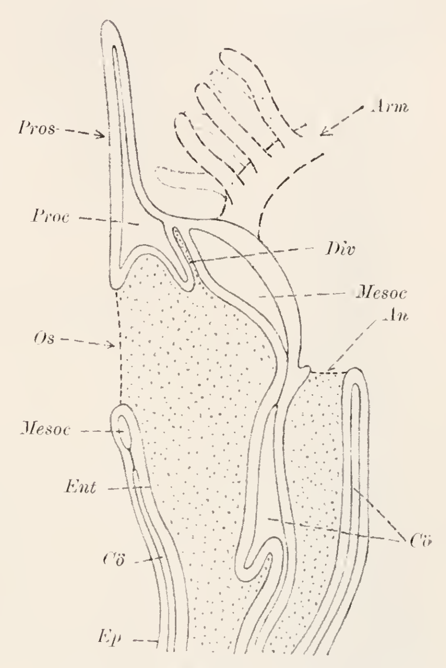


Fig. 280. *Rhabdopleura normanni*, längs. *Os* Mund, *An* After, *Pros* Prosoma, *Arm* Arm mit Tentakeln, *Proc* Procöl, *Mesoc* Mesocöl, *Cö* Metacöl, *Ep* Epiderm, *Ent* Enteroderm, *Div* Darmdivertikel. Nach A. LANG.

Ein Gefässsystem fehlt vollständig (siehe jedoch die spez. Beschreibung). Bemerkenswert sind folgende histologische Eigenschaften. Die Muskelfasern sind quergestreift und werden, soweit die beiden Metasomsegmente in Betracht kommen, vom Cölothel gebildet. Dieses Verhalten erinnert an die episomale Muskelbildung bei *Amphioxus*. Direkt an die Vertebraten erinnert die Vielschichtigkeit des Epiderms die unter allen Metazoen nur bei den Vertebraten und Chätognathen zu finden ist.

Ein Ueberblick über die besprochenen vier Gruppen der Enterocölier lehrt deren enge Zusammengehörigkeit, die in erster Linie bedingt ist durch die gleichartige Gliederung des Cöloms. Zu unterscheiden sind drei Cölomsegmente, von denen das erste Reduktion erfahren kann (manche Echinodermen, viele Bryozoen und die Chätognathen), während das dritte bei den Chätognathen, und wohl auch bei manchen Brachiopoden, sich verdoppelt. Indessen liegt zwischen den Echino-

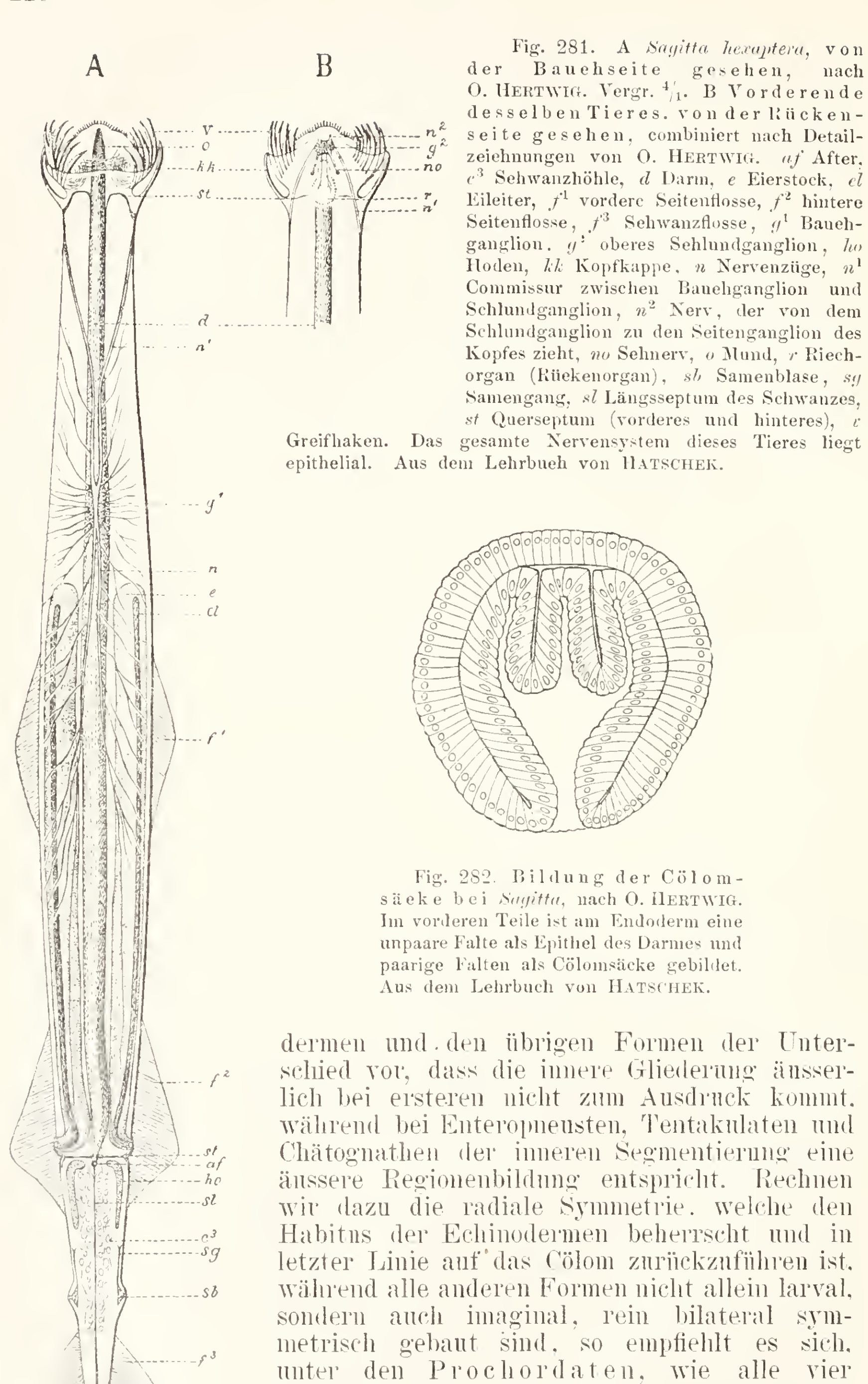


Fig. 281. A *Sagitta hexaptera*, von der Bauchseite gesehen, nach O. HERTWIG. Vergr. 4/1. B Vorderende desselben Tieres, von der Rückenseite gesehen, combiniert nach Detailzeichnungen von O. HERTWIG. *af* After, c^3 Schwanzhöhle, *d* Darm, *e* Eierstock, *el* Eileiter, f^1 vordere Seitenflosse, f^2 hintere Seitenflosse, f^3 Schwanzflosse, g^1 Bauchganglion, g^2 oberes Schlundganglion, *ho* Hoden, *kk* Kopfkappe, *n* Nervenzüge, n^1 Commissur zwischen Bauchganglion und Schlundganglion, n^2 Nerv, der von dem Schlundganglion zu den Seitenganglion des Kopfes zieht, *no* Sehnerv, *o* Mund, *r* Riechorgan (Rückenorgan), *sb* Samenblase, *sg* Samengang, *sl* Längsseptum des Schwanzes, *st* Querseptum (vorderes und hinteres), *v* Greifhaken. Das gesamte Nervensystem dieses Tieres liegt epithelial. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

Fig. 282. Bildung der Cölomsäcke bei *Sagitta*, nach O. HERTWIG. Im vorderen Teile ist am Endoderm eine unpaare Falte als Epithel des Darmes und paarige Falten als Cölomsäcke gebildet. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

dermen und den übrigen Formen der Unterschied vor, dass die innere Gliederung äusserlich bei ersteren nicht zum Ausdruck kommt, während bei Enteropneusten, Tentakulaten und Chätognathen der inneren Segmentierung eine äussere Regionenbildung entspricht. Rechnen wir dazu die radiale Symmetrie, welche den Habitus der Echinodermen beherrscht und in letzter Linie auf das Cölom zurückzuführen ist, während alle anderen Formen nicht allein larval, sondern auch imaginal, rein bilateral symmetrisch gebaut sind, so empfiehlt es sich, unter den Prochordaten, wie alle vier Gruppen zusammen bezeichnet werden können, zwei Abteilungen zu unterscheiden. Die erste: Ameria (ungegliederte Enterocölier) umfasst nur die Echinodermen; die zweite: Trimeria (dreifach gegliederte Enterocölier) umfasst Enteropneusten, Tentakulaten und Chätognathen.

Prochordaten.

Ameria.

Trimeria

Homomeria (Acrania, Leptocardia, Röhrenherzen).

Der Stamm der Chordaten zerfällt in zwei Unterstämme, die Telochordata oder Tunicata (Manteltiere) und die *Euchordata*. Bei den ersteren erstreckt sich die Chorda nur durch den Schwanz der Larve oder, bei den Appendikularien, auch der Imago; bei den letzteren kommt sie allen Körperregionen (Kopf, Rumpf und Schwanz) zu. Zu den Euchordaten gehören *Amphioxus* und die Vertebraten (Cranioten). Bei *Amphioxus* ist episomale Heteronomie des Körpers noch nicht ausgebildet; es empfiehlt sich daher für diese Gruppe der Euchordaten die Bezeichnung: *Homomeria* (van Wijhe). Synonyma sind *Acrania* und *Leptocardia*. Hier werden von allen Chordaten nur die Homomeria und diese vorwiegend in Hinsicht auf ihre phyletische Ableitung betrachtet. Ueber die Tunicaten und Vertebraten können nur einzelne Bemerkungen eingeflochten werden.

Chordaten. Telochordaten. Euchordaten. Homomeria.

Bei einem Vergleich des *Amphioxus* mit den übrigen Enterocöliern spielen die Larven keine Rolle, da die Entwicklung sämtlicher Euchordaten eine direkte ist. Zwar werden die pelagisch lebenden Jugendformen des *Amphioxus* auch als Larven bezeichnet, aber sie besitzen keine typischen Larvenorgane (z. B. Wimperschnüre oder Scheitelplatte) und machen demgemäss keine Metamorphose durch, entwickeln sich vielmehr fortschreitend und nur gewisse Etappen der Entwicklung sind daher als Larvenstadien zu unterscheiden. Die Furchung steht in fundamentaler Uebereinstimmung mit der der übrigen Cölenterier, wie bereits bei den Enteropneusten erörtert wurde. Am vegetativen (prostomalen) Pol der Blastula sinkt das Entoderm durch Abfaltung in die Tiefe (Gastrula Fig. 283); das Prostoma schliesst sich zum grössten Teil und entwickelt derart die ventrale [1]) Fläche; ein offener Rest erhält sich am Hinterende. Die Gastrula zeigt jetzt ausgesprochene bilaterale Symmetrie. Während an der ventralen Fläche des künftigen Epiderms durch Abfaltung das Kanalmark (Rückenmark) entsteht und zugleich der Rest des Prostoma überwachsen wird, wodurch der Canalis neurentericus zustande kommt, falten sich vom Entoderm, gleichfalls ventral, rechts und links die segmental gegliederten Anlagen des Enterocöls (Ursegmentplatten), medial die ungegliederte Anlage der Chorda, ab. Die Ursegmentplatten zerfallen in eine ventrale Hälfte (Episomfalte, Ursegmente) und in eine dorsale (Seitenplatten); die letzteren Hälften geben die segmentale Gliederung wieder auf und bilden gemeinsam das Cölom. Von den Ursegmenten faltet sich, unmittelbar an der Chorda, ein Divertikel (Sklerocöl) ab, welches das axiale Bindegewebe nebst einer Muskelfascie (Fig. 284) unter Wahrung der endothelialen Lage der Zellen liefert; vom übrigen Teil der Ursegmente (Myocöl) liefert das äussere Blatt die Cutis, das innere die Stammmuskulatur; auch diese beiden Blätter wahren den Charakter eines Cölothels dauernd. Die Segmentgrenzen werden durch Wucherungen des axialen Gewebes (Myosepten) verstärkt. Sämtliche Bildungen der Ursegmente wachsen von der ventralen Seite gegen die dorsale aus und umschliessen derart das Cölom mehr oder weniger vollständig (siehe unten). Sie bilden mit dem Epiderm, dem Rückenmark und der Chorda zusammen das Episoma, das auch die Gonaden liefert, während die Cölomwandungen

Episoma.

[1]) Ueber die Orientierung siehe weiter unten.

Hyposoma. nebst dem Enteron das Hyposoma bilden. Im vordern Bereich des Enterons differenzieren sich seitlich die Kiementaschen, ventral die Epibranchial-, dorsal die Hypobranchialrinne. Von der dorsalen Seite her senkt sich in der Kiemenregion eine epidermale Faltenbildung

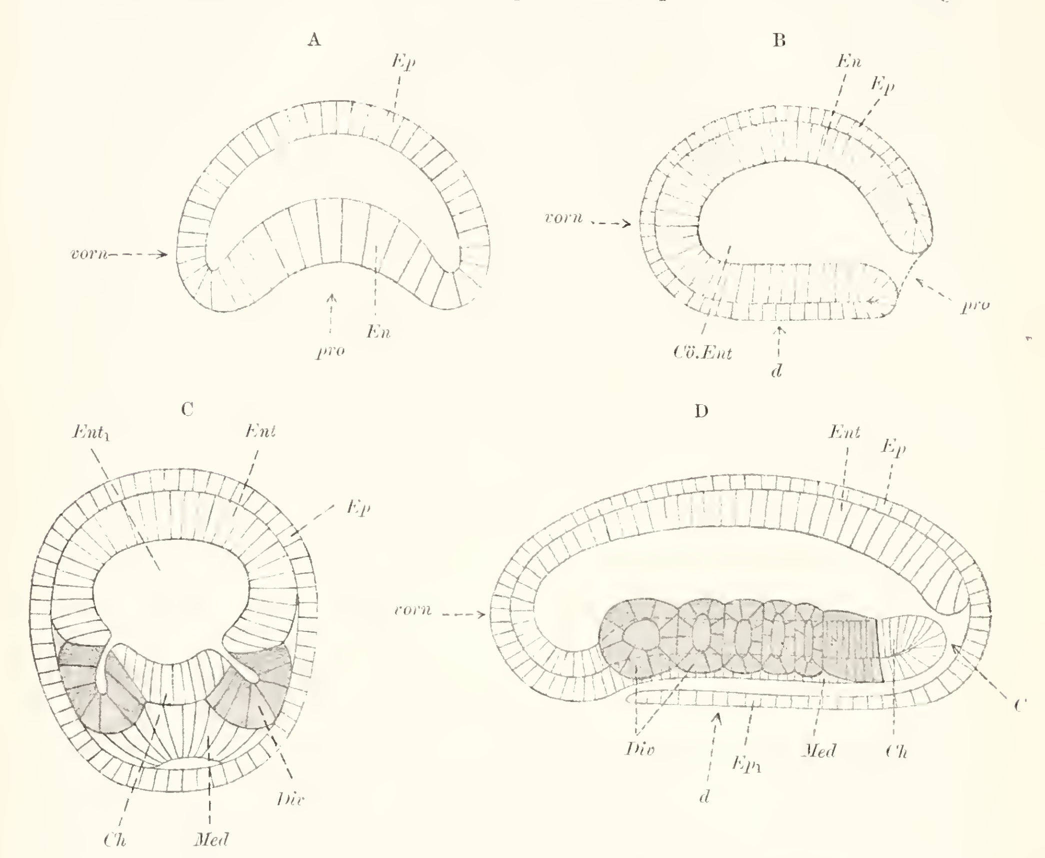


Fig. 283. *Amphioxus*entwicklung, nach HATSCHEK. A Gastrulation, B Gastrula, C und D Mesodermbildung, C quer, D längs. *pro* prostomal, *C* Canalis neurentericus, *d* dorsal, *Ep* Epiderm, *En* Entoderm, *Cö.Ent* Cölenteron, Ent_1 Enteron, *Ent* Enteroderm, *Div* Urdarmdivertikel, *Ch* Chordaanlage, *Med* Medullarplatte, Ep_1 Epidermdecke derselben.

(Fig. 285) zwischen Cölom und episomales Mesoderm ein und trennt beide weit voneinander, indem sie zugleich mit den Kiementaschen in Verbindung tritt (Kiemenspalten) und durch einen weiten Porus mit der Aussenwelt Zusammenhang wahrt. Sie repräsentiert den Atemraum (Peribranchialraum oder Atrium). Im Bindegewebe entwickeln sich, in noch unbekannter Weise, die Blutgefässe, deren grösste arterielle (Aortenwurzeln) an der Grenze von Chorda und Epibranchialrinne verlaufen, während dorsal über der Hypobranchialrinne eine grosse Sammelvene (Subbranchialgefäss) auftritt. Hinter der Kiemenregion setzen sich die Aortenwurzeln in die unpaare Aorta, die Subbranchialvene in die Subintestinalvene fort. Aortenwurzeln und Subbranchialvene stehen durch die von mehreren Gefässen gebildeten Aortenbogen, welche zwischen den Kiemenspalten, in den Kiemenbogen, verlaufen,

mit einander in Verbindung. Das Blut fliesst in der dorsalen Vene von hinten nach vorn, in der ventralen Aorta von vorn nach hinten.

Bei dieser knappen Schilderung des Entwicklungsganges, die vorwiegend auf die Kiemenregion Rücksicht nahm (siehe unten weiteres),

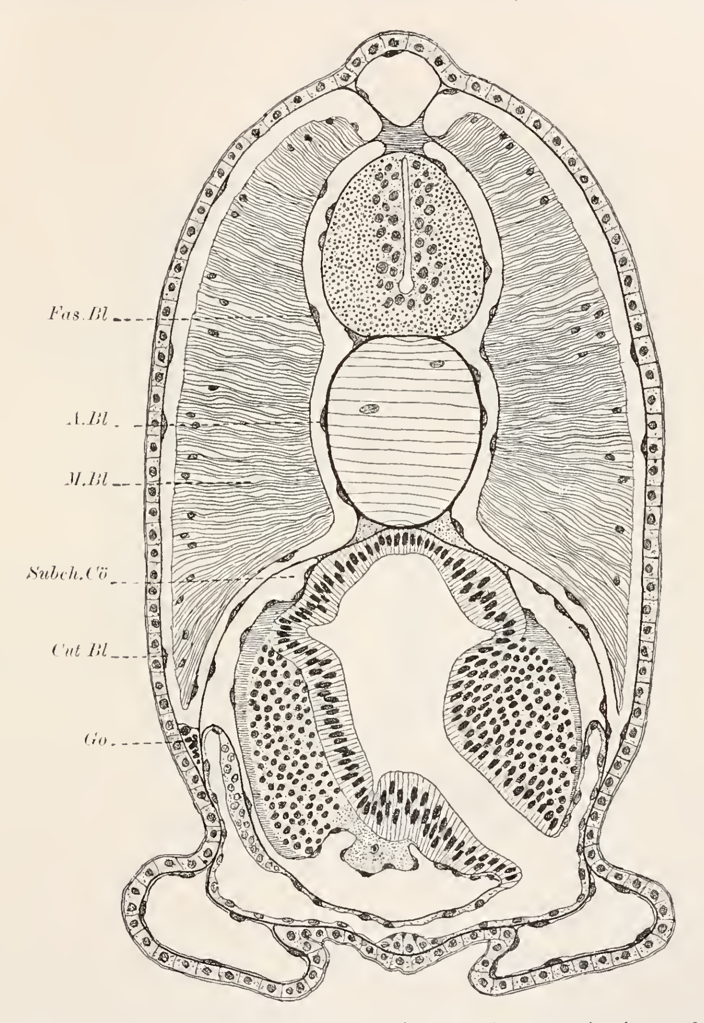


Fig. 284. *Amphioxus lanceolatus*, jung, mit angelegtem Atrium, das durch eine Kiemenspalte mit dem Enteron zusammenhängt, nach BOVERI. *A.*, *Fas.*, *M.*, *Cut.Bl* axiales, fasciales, Muskel-, Cutisblatt der Ursegmente, *Subch.Cö* subchordales Cölom, *Go* Gonade. Seitenflossenhöhlen angelegt.

wurde der Körper so orientiert, wie es ein Vergleich mit den Prochordaten notwendig macht. Denn nicht allein bezeichnet die Lage des Urmunds immer die ventrale Fläche, auch gewisse andere Vergleichspunkte des *Amphioxus* mit den Enteropneusten, die von grosser Wichtigkeit sind, erfordern eine Drehung des *Amphioxus*körpers derart (Fig. 286), dass die episomale Seite ventral, die hyposomale dorsal gewendet ist. In erster Linie kommt das Enteron, in zweiter das Gefässsystem in Betracht. Der Kiemenapparat des *Amphioxus*

zeigt mit dem einer *Ptychodera* z. B. (Fig. 287, siehe im speziellen Teile Näheres) auffallende Aehnlichkeit, die um so weniger als Konvergenzerscheinung gedeutet werden kann, als die Kiemenbildung überhaupt, weil vom gleichen Organ (Enteron) ausgehend, ein unzwei-

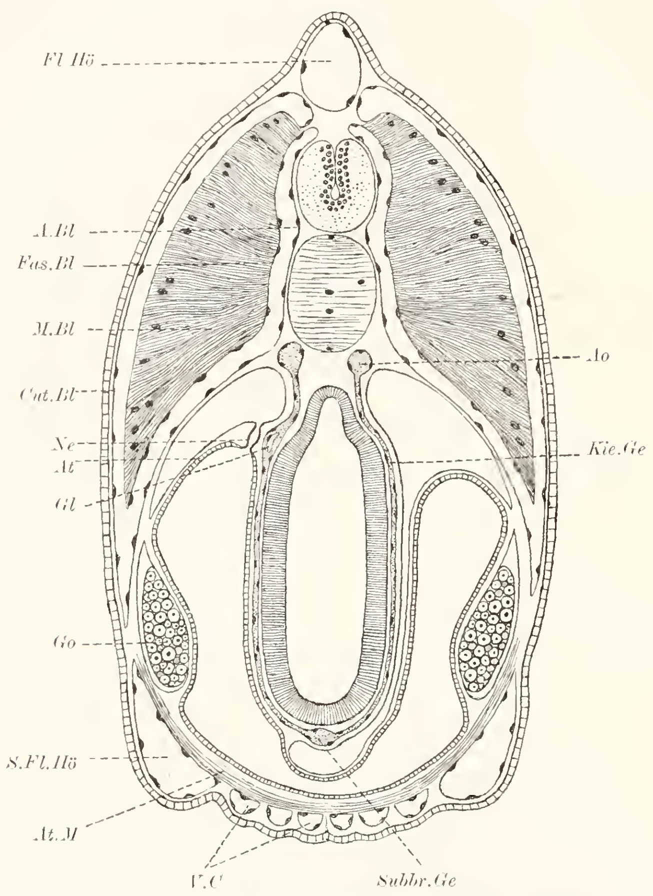


Fig. 285. *Amphioxus lanceolatus*, schematischer Querschnitt der Kiemenregion, rechts ein Haupt- links ein Zungenbogen am Darm dargestellt, nach BOVERI. *Fl.Hö* unpaare Flossenhöhle, *A.*, *Fas*, *M.*, *Cut.Bl* axiales, fasciales, Muskel-, Cutisblatt der Ursegmente, *Ne* Nierenkanal, verbindet das subchordale Cölom mit dem Atrium (*At*), *Ao* Aortenwurzel, *Kie.Ge* Kiemengefäss, begleitet vom Branchiocöl im Hauptbogen, *Subbr.Ge* Subbranchialgefäss, begleitet vom Endostylcölom, *Gl* Glomerulus an der Niere, *Go* Gonade, *At.M* Atrialmuskel, *S.Fl.Hö* Seitenflossenhöhle, *V.C* ventrale Cölomkanäle.

deutiger Beweis von Verwandtschaft ist. Das auffallendste Merkmal des Kiemenapparats ist die sekundäre Teilung der Kiemenspalten durch die Zungenbogen; dass im einzelnen Differenzen vorliegen, thut nichts zur Sache. Der Kiemenapparat ist bei beiden Formen gleich orientiert, wenn wir, wie nötig (siehe sofort Näheres), die Chorda zum Enteron rechnen. Er liegt im einen Fall dorsal, im anderen hyposomal; dagegen liegt die Chorda episomal und die nutritorische Hälfte des Kiemendarms bei *Ptychodera* ventral. Chorda und nutritorische Darmregion erscheinen als homologe Gebilde, in gleicher Weise wie die selb-

ständigen Cölomtaschen der Enterocölier den unvollständig abgegliederten Cölenterontaschen der Anthozoen entsprechen. Der Funktionswechsel bei der Abtrennung erscheint nebensächlich, da ja auch die Cölenterontaschen die nutritorische Funktion bei der phyletischen Ablösung vom Ur-

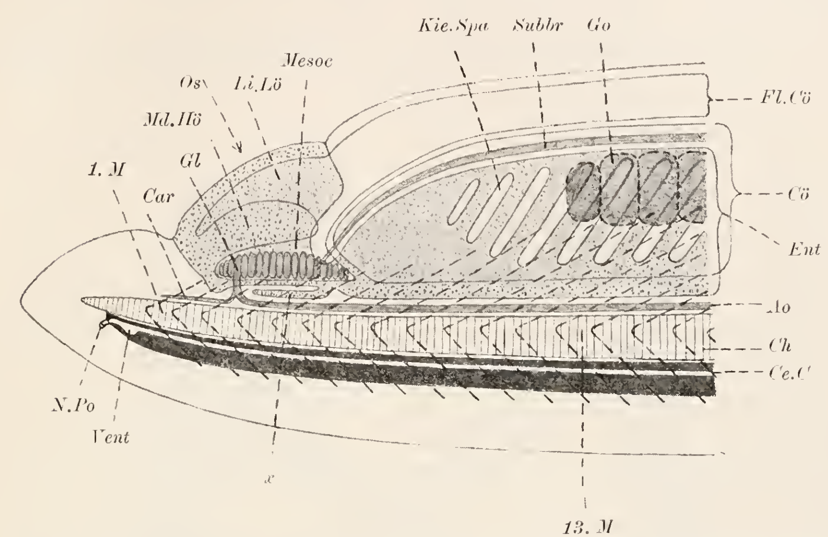


Fig. 286. *Amphioxus lanceolatus*, Vorderende übersichtlich dargestellt. *Os* Mund, *Md.Hö* Mundhöhle, *Ent* Kiemendarm, *x* Divertikel des Schlundvorhofs, *Ce.C* Centralkanal des Rückenmarks, *Vent* Hirnventrikel, *N.Po* Neuroporus, *Ch* Chorda, *1.* und *13. M* erstes und dreizehntes Muskelsegment, *Ao* Aorta, *Car* Carotis, *Gl* Glomus, *Subbr* Subbranchialgefäss, *Kie.Spa* Kiemenspalte, *Go* Gonade, *Mesoc* Mesocöl, *Li.Cö* Lippencölom, *Fl.Cö* Flossencölom, *Cö* Metacöl.

darm aufgeben und ferner das Entoderm zur Bildung von vakuolärem Stützgewebe an den verschiedensten Punkten sich veranlagt zeigt. Zum Vergleich der nutritorischen Darmregion von *Ptychodera* mit der *Amphioxus*chorda zwingt ferner besonders dringend der Vergleich des Gefässsystems beider Tiergruppen. Die an der Darmenge bei *Ptychodera* verlaufenden paarigen Gefässe entsprechen in Lage, Beziehung zu den Kiemengefässen und in Hinsicht auf die Richtung des Blutstroms durchaus den Aortenwurzeln. In beiden läuft das Blut, bei der hier angenommenen Orientierung des *Amphioxus*, von vorn nach hinten, im Subbranchial-, beziehentlich dorsalen, Gefässe von hinten nach vorn. Von nebensächlicher Bedeutung ist dagegen der Mangel eines unter der Chorda gelegenen episomalen Gefässes bei *Amphioxus*; das ventrale Gefäss von *Ptychodera* erscheint hier rückgebildet.

Gegenüber diesen fundamentalen Uebereinstimmungen sind mannigfache Differenzen von nebensächlicher Bedeutung. *Amphioxus* hat ein episomales Kanalmark, *Ptychodera* einen dorsalen und ventralen Nervenstreifen. Das Kanalmark des *Amphioxus* ist ohne weiteres vom ventralen Streifen der Enteropneusten phylogenetisch abzuleiten; sehen wir doch die Abfaltung von Nervenstreifen vielfach bei den Echinodermen, bei Bryozoen, bei *Sagitta* und auch bei *Ptychodera*. Nur ist es bei letzterer Form der dorsale Streifen, der am Mesosoma in die Tiefe sinkt (Kragenmark). Daraus aber ableiten zu wollen, dass die dorsale Seite von *Ptychodera* der episomalen von *Amphioxus* entspreche, erscheint unbe-

rechtigt, da, wie bemerkt, die Abfaltung von Nervenstreifen nichts Ungewöhnliches ist und einer allgemeinen Veranlagung des Epiderms bei den Enterocöliern entspricht. Bemerkt sei noch, dass das Rückenmark von *Amphioxus* zeitlebens vorn durch einen Neuroporus ausmündet.

Die Bildung der episomalen Falten (Ursegmente) ist ein Neuerwerb der Chordaten, der an die Ausbildung der Chorda gebunden erscheint.

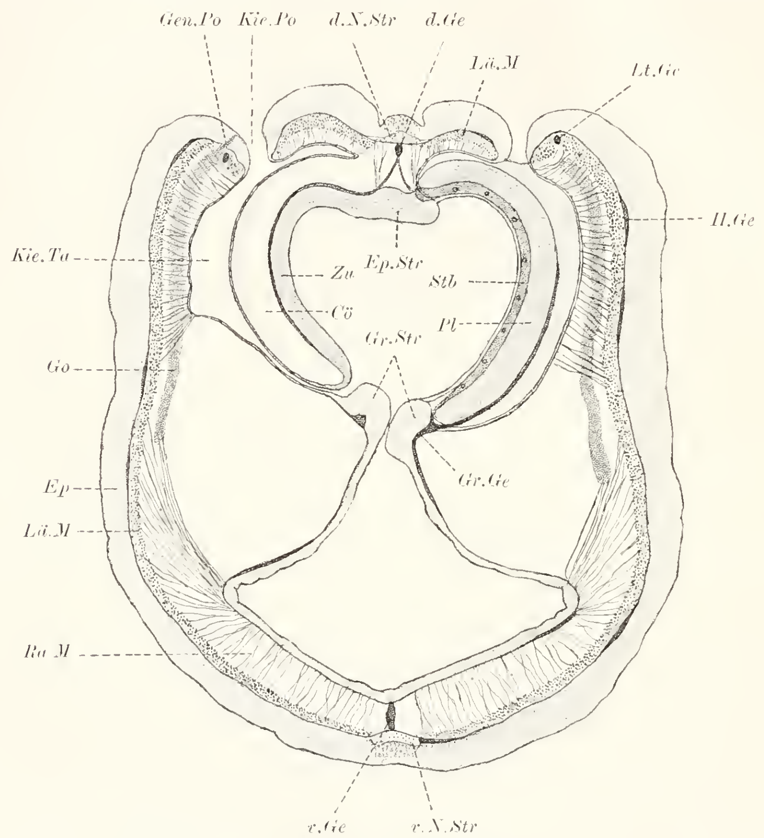


Fig. 287. *Ptychodera minuta*, Querschnitt durch die Kiemenregion, schematisch, nach SPENGEL. *d.* und *r.N.Str* dorsaler und ventraler Nervenstreifen, *d.*, *r.*, *Gr.*, *Lt.* und *H.Ge* dorsales, ventrales, Grenz-, Lateral- und Hautgefäss, *Lä.* und *Ra.M* Längs- und Radialmuskulatur, *Kie.Po* und *Ta* Kiemenporus und -Tasche, *Zu* und *Cö* Innenepithel und Cölom einer Zunge, *Stb* und *Pl* Stab und Bindegewebsplatte eines Hauptbogens, *Ep.* und *Gr.Str* Epibranchial- und Grenzstreifen, *Go* Gonade, *Gen.Po* Genitalporus, *Ep* Epiderm.

Die Gliederung der Ursegmentplatten in die Ursegmente und Seitenplatten erscheint sofort verbunden mit der Metamerie des Metasoma, die sich nur episomal erhält; beides geht den Enteropneusten völlig ab. Mit diesem Thema wird die schwierige Frage berührt, ob bei *Amphioxus* das Pro- und Mesosoma erhalten geblieben sind oder ob der ganze Körper nur dem Metasoma der Prochordaten entspricht. Es scheint wenigstens, dass das Mesosoma erhalten geblieben ist. Doch sei vorausgeschickt, dass episomal der *Amphioxus*körper keinerlei ungleichwertige Segmentierung aufweist und demnach hier das Mesosoma mit dem Meta-

Vordere Körperregion.

soma übereinstimmt (Mac Bride). Dagegen sind hyposomal in Umgebung des vordersten Darmabschnittes (Mundhöhle), besondere paarige Cölomräume vorhanden (Kopfcölom), die als Mesocöl bezeichnet werden müssen, da sie der Lage nach dem Mesocöl von *Ptychodera*, welches im Kragen entwickelt ist und die Mundhöhle umgiebt, entsprechen. Das Mesocöl von *Ptychodera* setzt sich in die hinteren Kragenfalten fort, die sich bei manchen Enteropneusten ziemlich weit ausdehnen und über den Peribranchialraum der Kiemenregion legen. Als Peribranchialraum bezeichnet man bei den Enteropneusten einen durch seitliche Hautfalten begrenzten dorsalen Aussenraum, in den die Kiementaschen einmünden. Von ihm lässt sich phylogenetisch das Atrium des *Amphioxus* ableiten. Es ist in das Metasoma eingesenkt durch Ueberwachsung vom Mesosoma aus, indem das erwähnte Mesocöl der vorderen Körperregion weit gegen rückwärts bei der Entwicklung vorwuchert (sog. Atrio- oder Pterygocöl) und das Atrium bis auf den Atemporus abschliesst. Im einzelnen ist dieser Entwicklungsgang allerdings cänogenetisch mannigfach verwischt; in den Hauptzügen dürfte er kaum anders zu deuten sein (Mac Bride, van Wijhe).

Aber der Uebereinstimmungen in der vorderen Körperregion giebt es bei Enteropneusten und *Amphioxus* noch mehrere. Bei den ersteren treffen wir an der Grenzfläche von Pro- und Mesocöl in dorsaler Lage einen Blutgefässknäuel (Glomerulus), in den sämtliche Längsgefässe des Metasoma auslaufen. Das dorsale Gefäss hat sich mit den Grenzgefässen, die den Aortenwurzeln des *Amphioxus* entsprechen, schon an der Grenze von Rumpf und Kragen, wo die Kiemenregion aufhört, vereinigt. Bei *Amphioxus* liegt in der Wand des linken Mesocöls gleichfalls ein grosser Glomerulus (Glomus, van Wijhe), mit dem die Aortenwurzeln und auch das Subbranchialgefäss zusammenhängen. Diese Uebereinstimmung wird um so bedeutsamer, als folgende andere sich dazugesellt. Die Enteropneusten besitzen ein vorderes Darmdivertikel, welches von der Mundhöhle entspringt und in die Eichel vorragt. Es liegt unmittelbar dem Glomerulus an, dicht unter demselben. Auch *Amphioxus* besitzt ein vorderes Darmdivertikel, das sog. Hatschek'sche Nephridium, das schon sehr verschiedene Deutung erfahren hat. Es entspringt vom sog. Schlundvorhof, der sich zwischen Mundhöhle und Kiemendarm schiebt und verläuft rechts unter der Chorda gegen vorn, um in der Region des Glomus, gegen links biegend, in noch nicht genau festgestellter Weise zu enden. Beide Divertikel sind, wenn auch ihre morphologische Ausbildung sehr different ist, vielleicht homologe Gebilde; weniger wahrscheinlich ist die Homologie des Enteropneustendivertikels mit der sog. Hatschek'schen Flimmergrube (van Wijhe), die, allerdings in unmittelbarer Nähe des Glomus, von der Mundhöhle entspringt. Es scheint, dass sich von dieser Grube die Hypophyse der Vertebraten ableitet. Dass das Enteropneustendivertikel nicht der Chorda zu homologisieren ist, wie besonders von amerikanischen Forschern geschieht, bewies Spengel in überzeugender Weise.

Die Beurteilung vieler Vergleichspunkte wird erschwert durch die Asymmetrie des *Amphioxus*. Die Segmenthälften der rechten Seite erscheinen um halbe Segmentlänge den linken Hälften vorgelagert. Besondere Schwierigkeiten bereitet die Ableitung des Amphioxusmundes. Auf den Enteropneustenmund kann er kaum bezogen werden, da seine Lage vom ersten Auftreten an eine hyposomale, also dem

Enteropneustenmunde opponierte ist. Viel Wahrscheinlichkeit hat die Annahme, dass der Amphioxusmund auf eine Kiemenspalte zu beziehen sei (Tremostoma, VAN WIJHE), welche sekundär in ventrale Lage kommt; es lässt sich feststellen, dass der Mund eine linksseitige Bildung ist. Immerhin kann auch die Ansicht vertreten werden, dass durch die Ausbildung des Episoma, welches bis aus vordere Körperende reicht, eine Verdrängung des Mundes auf die hyposomale Seite veranlasst worden sei. Das Gleiche lässt sich auch für den After annehmen, der in seitlicher hyposomaler Lage auftritt. Er liegt am ausgebildeten Tier vor der Schwanzregion, also gegen vorn verschoben. Zwischen After und Kiemenregion befindet sich die Mitteldarmregion des Hyposoma. An der Uebergangsstelle des Kiemendarms in den Mitteldarm entsendet letzterer gegen vorn das rechtsseitige Leberrohr, das in das Atrium bruchsackartig, gleich den metamer geordneten Gonaden, vorgestülpt ist.

Extremitäten.

Noch sei die Frage nach der phylogenetischen Ableitung der Gliedmassen der Vertebraten berührt. Nach RAY LANKESTER und WILLEY, HATSCHEK, VAN WIJHE, sind die hyposomalen Seitenfalten des *Amphioxus* als Flossensäume aufzufassen und werden dementsprechend auch als Seitenflossen bezeichnet. Durch Gliederung derselben dürften die zwei Flossenpaare der Fische entstanden sein. Interessant ist folgende Betrachtung. Das in den Seitenflossen gelegene Cölom hängt, wie schon bemerkt, mit den sog. Kopfhöhlen zusammen und leitet sich durch Auswachsen von letzteren ab (MAC BRIDE). Die Kopfhöhlen repräsentieren, ihren Lageverhältnissen entsprechend, das Mesocöl und sind demnach dem Kragencölom der Enteropneusten und dem Mesocöl der Tentakulaten homolog. Da letzteres aber sich in die Tentakeln fortsetzt, so wären in letzter Instanz die Extremitäten der Vertebraten vom Tentakelapparat der Tentakulaten, ja gehen wir noch weiter in der Reihe der Cölenterier zurück, von den Tentakeln der Echinodermen und Cnidarier abzuleiten. Wie bei den Echiniden und Holothurien sich das Hydrocöl gegen den After hin über den Körper ausdehnt, während es primär auf die Mundregion beschränkt ist, so wächst auch bei den Chordaten das Mesocöl (Kopfcölom) divertikelartig nach rückwärts und liefert so den Anstoss zur Bildung von Extremitäten.

System der Metazoa.

Im Folgenden sei zunächst eine knappe übersichtliche Darstellung der wichtigsten Unterschiede zwischen den Pleromaten und Cölenteriern gegeben und darauf ein System der Metazoen entworfen, wie es den hier vertretenen Anschauungen entspricht.

Pleromata.	Cölenteria.
1. Furchung determiniert.	1. Furchung indeterminiert.
2. Vielfach weitgehende Spezialisierung der Organanlagen, welche auf Furchungszellen oder deren direkte Abkömmlinge (Blasten) zurückzuführen sind.	2. Keine Spezialisierung.
3. Spuren radialer Symmetrie in der Entwicklung der bilateral-	3. Radiale Symmetrie bei den Enterocöliern gerade an der

symmetrischen Plerocölier nachweisbar.	Larve zu Gunsten der bilateralen verwischt, am fertigen Tier bei den Echinodermen nachweisbar.
4. Larven der höheren Formen (Zygoneuren) mit transversalem, präoralem Wimperkranz.	4. Larven der höheren Formen (Prochordaten) mit circumoralem Wimperkranz oder Resten desselben.
5. Der Apicalpol der Larve ist ein Sinnespol von hervorragender Bedeutung und liefert das Gehirn.	5. Der Apicalpol der Larve ist nur in wenigen Fällen ein Sinnespol von untergeordneter Bedeutung; das bleibende Nervensystem entsteht unabhängig von ihm.
6. Die niederen Formen (Spongien) verwenden den prostomalen Pol zur Festheftung.	6. Die niederen Formen (Cnidarier. Crinoiden) verwenden den apicalen Pol zur Festheftung.
7. Das Blastoderm = Ektoderm liefert das Epiderm, Enteroderm, Däoderm und Mesoderm.	7. Das Blastoderm = Ektoderm liefert das Epiderm (bei den Cnidariern als Ektoderm ausgebildet) und Entoderm; ein Däoderm (Stomodäum) kommt bei weitem nicht überall und nur in spärlichem Maasse zur Entwicklung.
8.	8. Das Entoderm liefert bei den Enterocöliern Enteron und Mesoderm, bei den Chordaten auch die Chorda.
9. Das Mesoderm entsteht phylogenetisch als solides Protoplerom mit eingelagerten Propagoblasten.	9. Das Mesoderm entsteht phylogenetisch durch Abfaltung vom Cölenteron (Cölothel des Enterocöls) und liefert sofort alle Muskellagen, Bindegewebe und die Propagoblasten; später meist auch Nieren.
10. Aus dem Protoplerom entwickeln sich phylogenetisch durch fortschreitende Differenzierung alle Muskellagen und deren Bindegewebe. das sekundäre Plerom, die Nieren und die Gonocöls.	10.
11. Das sekundäre Plerom wird verdrängt durch die Leibeshöhle, die meist als Cölom (Plerocöl) ausgebildet ist und mit den Gonocöls vereinigt sein kann.	11.
12. Unter den Muskellagen (Pleuren) ist die Mesopleura auf die Pleromaten beschränkt und erlangt hier bei den Metanephrozoa grosse Bedeutung.	12.
13.	13. Die Ektopleura (Hautmuskel-

	schlauch) wird bei den Chordaten zur episomalen Falte des parietalen Enterocölblattes und liefert Stammmuskulatur, sowie Stamm- und Hautbindegewebe, während der hyposomale Teil so gut wie keine Muskulatur entwickelt; an der Uebergangsstelle beider Teile in einander entstehen Niere und Gonade.
14. Nervensystem epidermal gelegen oder in Form von selbständigen Stämmen vom Epiderm abgespalten.	14. Nervensystem epidermal gelegen oder die Stämme mitsamt den zugehörigen Epithelstreifen als Kanalmark abgefaltet.
15. Niere als Proto- oder Metanephridium ausgebildet.	15. Niere als Metanephridium oder Nephros ausgebildet.
16. Enteron primär vielteilig, dann vielgliedrig, zuletzt einfach ausgebildet, in manchen Fällen ganz fehlend und vom Dänm ersetzt (Mesodäum).	16. Enteron immer einfach und nie fehlend.
17.	17. Bei vielen Formen ist ein Teil des Enterons mit Kiemenspalten ausgestattet; Umbildung einzelner Enterodermbezirke in vacuoläres Stützgewebe nicht selten.
18. Die Geschlechtszellen kommen bei den Plerocöliern immer in Cölarräumen (Gonocöls oder Cölom) zur Reifung, wenn auch die Propagoblasten unabhängig entstehen können.	18. Die Geschlechtszellen kommen nur bei wenigen Prochordaten im Enterocöl zur Reifung, wenn auch die Propagoblasten in allen Fällen vom Cölothel, bez. Entoderm, stammen; Gonocöls fehlen ganz.

System.

Regnum (Reich): Zoa, Tiere

I. Subregnum: Protozoa, Urtiere

II. Subregnum: Metazoa, Organtiere

I. Phylum (Stamm): Pleromata, Metazoen, deren Mesoderm vom Ektoderm stammt und phylogenetisch als kompaktes Plerom auftritt.

1. Typus (Kreis): Dyskineta, nicht oder wenig lokomotionsfähige Pleromaten ohne Cölarräume

   1. Subtypus und 1. Cladus: Porifera (Spongia), Schwämme.

      1. Klasse: Calcarea, Kalkschwämme

      2. Klasse: Silicea, Kieselschwämme

   2. Subtypus, 2. Cladus und 3. Klasse: Ctenophora, Rippenquallen

2. Typus: Plerocölia (Zygoneura), Pleromaten mit Cölarräumen.

3. Subtypus: Protonephrozoa, Plerocölier mit Protonephridien.
   3. Cladus: Scolecida, niedere Würmer
      4. Klasse: Plathelmintha (Platoda), Plattwürmer
      5. Klasse: Nemathelmintha, Rundwürmer
      6. Klasse: Nemertina, Schnurwürmer
      7. Klasse: Rotatoria, Rädertiere
      8. Klasse: Endoprocta
4. Subtypus: Metanephrozoa, Plerocölier mit Metanephridien
   4. Cladus: Annelida, Ringelwürmer
      9. Klasse: Archiannelida
      10. Klasse: Polychäta } Chätopoda, Borstenwürmer
      11. Klasse: Oligochäta }
      12. Klasse: Hirudinea, Blutegel
      13. Klasse: Sipunculoidea
   5. Cladus: Arthropoda, Gliederfüsser
      14. Klasse: Crustacea, Krebse
      15. Klasse: Onychophora
      16. Klasse: Myriapoda, Tausendfüsser
      17. Klasse: Hexapoda, Insekten
      18. Klasse: Arachnoidea, Spinnen
   6. Cladus: Mollusca, Schalentiere
      19. Klasse: Amphineura
      20. Klasse: Gastropoda, Schnecken
      21. Klasse: Scaphopoda
      22. Klasse: Lamellibranchia, Muscheln
      23. Klasse: Cephalopoda, Tintenfische

(Klassen 4–8 und 9–13: Vermes, Würmer; Klassen 9–18: Articulata, Gliedertiere)

II. Phylum: Coelenteria, Metazoen, deren Mesoderm vom Entoderm stammt und phylogenetisch als Enterocöl auftritt.
   3. Typus, 5. Subtypus und 7. Cladus: Cnidaria, Nesseltiere, Cölenterier mit Cölenteron
      24. Klasse: Hydrozoa
      25. Klasse: Scyphozoa

   4. Typus: Enterocölia, Cölenterier mit gesonderten Cölarräumen
      6. Subtypus: Ameria, äusserlich ungegliederte Enterocölier
         8. Cladus: Echinoderma, Stachelhäuter
            26. Klasse: Crinoidea, Haarsterne
            27. Klasse: Ophiuroidea, Schlangensterne
            28. Klasse: Asteroidea, Seesterne
            29. Klasse: Echinoidea, Seeigel
            30. Klasse: Holothurioidea, Seewalzen
      7. Subtypus: Trimeria, Cölenterier mit drei Segmenten
         9. Cladus und 31. Klasse: Enteropneusta, Schlundkiemer
         10. Cladus: Tentaculata, Tentakeltiere
            32. Klasse: Discocephala { *Cephalodiscus*, *Rhabdopleura* }
            33. Klasse: Lophophora { *Phoronis*, Bryozoen }
            34. Klasse: Brachiopoda, Armfüsser
            35. Klasse: Chaetognatha, Borstenkiefer

(6. Subtypus bis 35. Klasse: Prochordata)

8. Subtypus: Telochordata
  11. Cladus: Tunicata, Manteltiere
    36. Klasse: Ascidiacea, Ascidien
    37. Klasse: Thaliacea, Salpen
    38. Klasse: Appendicularia
9. Subtypus: Euchordata
  12. Cladus und 39. Klasse: Homomeria (Acrania)
  13. Cladus: Vertebrata (Craniota)
    40. Klasse: Pisces, Fische
    41. Klasse: Amphibia, Lurche
    42. Klasse: Reptilia, Echsen
    43. Klasse: Aves, Vögel
    44. Klasse: Mammalia, Säuger

(Chordata)

Entstehung der Arten.

Aus den letzten Kapiteln ging hervor, dass die Formen jedes Metazoenstammes verwandtschaftliche Beziehungen zu einander aufweisen und Entwicklungsreihen vorstellen, deren Entstehung (Phylogenese) hier noch kurz zu besprechen ist. Beziehungen der Formen beider Stämme zu einander liegen nicht vor; fragliche Fälle, wie die Tentakulaten sie repräsentieren, dürften bei genauerer Kenntnis der Ontogenese eindeutige Erledigung finden. Indessen finden sich in beiden Stämmen die gleichen Gewebe und nur wenige, z. B. das Tracheen-, Chorda-, und Knochengewebe, sind auf einen einzigen Stamm und einzelne Typen beschränkt. Sowohl bei Mollusken wie bei Brachiopoden kommen Kalkschalen vor; das charakteristische Stabgewebe findet sich an den Kiemen der Mollusken, Enteropneusten und Chordaten; eine mit sekretorischer, exkretorischer und Speicherfunktion ausgestattete Leber treffen wir bei Mollusken, Crustaceen und Vertebraten; quergestreifte Muskulatur kommt in den verschiedensten Gruppen vor und die Entwicklung der Geschlechtszellen zeigt überall in den Hauptpunkten Uebereinstimmung. Auch viele wichtige architektonische Charaktere wiederholen sich; so z. B. am centralen Nervensystem die Gliederung in Gehirn und Markstämme (Bauchmark, Rückenmark); die Entwicklung eines einzigen propulsatorischen Apparates (Herz) am Blutgefässsystem, durch welchen die überall gleiche Richtung des Blutstromes (siehe oben bei Homomeria) bedingt ist; die morphologische Ausbildung der Nieren (Metanephridium der Würmer und das sehr nahe stehende Nephros der Vertebraten); die Anordnung der Muskulatur, vor allem die Zugliederung der Pleuren zu den Deckgeweben, wodurch die charakteristische Quergliederung aller Bilaterien bedingt ist; die Metamerie des Cöloms, welche die Längsgliederung des Körpers zur Folge hat; die Entwicklung von Extremitäten, Hautkiemen u. a. Derart erscheint die Verschiedenheit der Tiergruppen mehr durch verschiedene Kombination von histologischen Charakteren, die in der Hauptsache allen Tieren gemeinsam sind, als durch Entwicklung neuer eigenartiger Charaktere bedingt. Je näher verwandt zwei Tierformen, um so ähnlicher ihr histologischer Bau; innerhalb enger Gruppen sind histologische Differenzen gewöhnlich nur spärlich nachweisbar, so dass dem vergleichenden Histologen die genaue Erforschung eines einzelnen Vertreters genügt, um den Gewebscharakter der ganzen Gruppe zu erkennen. Eine weitere Vergleichung vervollständigt natürlich das

Bild, verändert es aber nicht wesentlich. Man kann deshalb sagen: die Histologie beschäftigt sich mit dem, was allen Tieren gemeinsam ist; darum ist sie in allererster Linie Hilfsmittel für die Erkenntnis der Verwandtschaft der Tiere untereinander und darum wurde in diesem Buche so ausführlich auf die Systematik eingegangen.

Verschiedenheiten zwischen den Tierformen.

Der geringen histologischen Mannigfaltigkeit steht schroff die ungeheuere Formenmannigfaltigkeit der Tierwelt gegenüber. Man sucht unwillkürlich nach einem inneren Korrelat für die letztere und wird durch die Monotonie des histologischen Aufbaus, durch die stete Wiederholung gleichartiger Zellverbände, enttäuscht. Somit konnte sich leicht die Anschauung ergeben, dass die Verschiedenheit der Formen unabhängig vom inneren Aufbau und die Kenntnis der Histologie für den Systematiker überflüssig sei. Indessen lässt sich nachweisen, dass der äusseren Formenmannigfaltigkeit doch innere Differenzen sich zugesellen. Wenn auch die histologischen Charaktere innerhalb engerer Gruppen im allgemeinen gleichartig erscheinen, so treten sie doch in wechselnder Schärfe bei den einzelnen Formen hervor; diese Differenz ergiebt sich aus der verschiedenen Beschaffenheit der Zellen. Es werden z. B. alle Borsten der Würmer von den wohl charakterisierten Borstenzellen gebildet; diese sind aber, je nach der Borste, von verschiedener Beschaffenheit, da ja die Borste selbst ein eigenartig modifizierter Teil der Zelle ist. Gleiche Divergenz gilt für alle übrigen Zellen, wenn sie auch nicht immer gleich deutlich zum Ausdruck kommt. Formendifferenzen des Körpers und der Organe sind zunächst immer auf differente Form der Zellen zurückzuführen, denen sich, je nach dem Verwandtschaftsgrade der betreffenden Tierarten, mehr oder weniger ausgesprochene histologische, organologische und architektonische Differenzen zugesellen. Jeder weiss, dass die Arten einer Gattung zur Untersuchung einzelner Organe ungleich geeignet sind. Dass bei den Augen der einen Art die Sinneszellen grösser, das Pigment minder störend, der Verband lockerer ist, als bei anderen Arten. Ebenso wechselt die Ausbildung der Bindesubstanz, der Nervenzellen, Nesselzellen, Geschlechtszellen u. s. w. Aus diesem Grunde sind einzelne Arten mancher Gattungen vor anderen beliebte Untersuchungsobjekte. Da aber wieder die Zellqualitäten durch die Chondren bedingt sind, so erscheinen in erster Linie alle Verschiedenheiten der Arten an diese geknüpft. Es lässt sich mit grosser Berechtigung sagen, dass vielleicht sämtliche Chondren in jeder Art einen spezifischen Charakter aufweisen, der der spezifischen Gesamtveranlagung des Organismus, der physiologischen Artveranlagung (siehe unten) entspricht.

Beurteilung der Differenzen.

Vergleicht man die Differenzen einander nahestehender Formen mit denen systematisch weit von einander entfernter, so muss hervorgehoben werden, dass dieselben wesentlich anderer Art sind. Es giebt keine successiven Steigerungen geringfügiger Differenzen in Hinsicht auf Form, Struktur, Menge und Anordnung der Zellen, sondern die Gesamtverbände entsprechen veränderten Bauplänen, deren Charakter nicht allein durch die Zellqualitäten bedingt wird. Ausschaltungen von Zellarten und Einfügungen neuer beeinflussen das organologische

Gefüge, in dem sich, ebenso wie in der spezifischen Natur der Zellen (siehe oben) eine veränderte Artveranlagung offenbart. Alle Differenz erscheint von innen heraus angeregt, auf einen einheitlichen Kern zurückführbar, der bei jeder Tierform ein besonderer, eigenartiger und um so differenter ist, je weiter zwei Formen im System von einander abstehen. Dabei kommt es häufig vor, dass der Bauplan wesentliche Verschiedenheiten aufweist, während die Zellen sich oft überraschend ähneln. Während z. B. das vakuoläre Entodermgewebe des *Amphioxus*, der Enteropneusten und auch der Anthozoen im wesentlichen übereinstimmt, ist doch das Gesamtbild des Entoderms ein sehr verschiedenes, so dass die auffallende Anwesenheit der genannten Streifen in allen drei Gruppen als Wiederholung eines Teilcharakters in einem differenten Charakterkomplex zu betrachten ist. Diese Thatsache ist von grosser Bedeutung und darf bei Erörterung der Artentstehung nicht unberücksichtigt bleiben (siehe unten). Im allgemeinen lässt sich sagen, dass nahe stehende Formen sich vor allem in Hinsicht auf Form, Struktur und Quantität ihrer einzelnen zelligen Elemente unterscheiden, weiter von einander abstehende Formen dagegen mehr in Hinsicht auf die Anordnung der Zellen, also auf den histologischen Verband. Bei Formen verschiedener Typen liegt der Unterschied noch tiefer, da die Gewebe hier zum Aufbau anderer Organe Verwendung finden. Während hier aber immer noch phylogenetische Beziehungen bestehen, fehlen solche beim Vergleich von Formen beider Tierstämme und die trotzdem vielfach nachweisbaren Uebereinstimmungen im architektonischen und cellulären Aufbau erklären sich aus der nicht übermässig weit umgrenzten Veranlagung aller Zellen, die wieder auf die Mannigfaltigkeit der erwähnten Verbände einschränkend wirkt. Es liegen hier Gesetze verborgen, die sich zur Zeit nicht formulieren lassen. Nur das eine scheint festzustehen, dass die verschiedenen Verwandtschaftsgrade der Tiere untereinander von verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachtet werden müssen und sich nicht einer Schablone fügen.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen sei ausführlicher betrachtet, was wir positives über die Entstehung neuer Arten wissen; dabei soll auf die Artbildung durch Kreuzung, die ein mehr nebensächliches Moment repräsentiert, nicht Rücksicht genommen werden. Zweierlei Arten von Abänderungen sind bis jetzt bekannt, welche den Rahmen durchbrechen, innerhalb dessen sich das Leben einer Tierform normaler Weise abspielt: die Variationen und die Mutationen. Sie sind am schärfsten von de Vries unterschieden worden. Die Variation ist eine geringe Abänderung des Organismus in Hinsicht auf Steigerung oder Schwächung gegebener Charaktere; es tritt kein wesentlich neues Merkmal auf, sondern bereits vorhandene „variieren" in Maass und Gewicht. Die Abänderungen erfolgen nicht nach allen Seiten, sondern nur nach der Plus- und Minusseite hin; die Variation ist also eine lineare und die Varianten, wie die abändernden Nachkommen genannt werden, gruppieren sich nach dem Quetelet'schen Gesetz, welches besagt, dass die meisten Nachkommen einer variierenden Form Mittelwerte repräsentieren, die nur wenig von der Stammform abweichen, während die Zahl der stärker abgeänderten Varianten um so spärlicher wird, je weiter diese sich vom Mittelwert nach beiden Richtungen hin entfernen. Die Ursache für die Variation ist gewöhnlich leicht ersichtlich, weil durch Aenderung in den Existenzbedingungen

Variation.

gegeben. Derart entstehen die Standortsvarietäten, die meisten Züchtungsrassen (z. B. Getreiderassen), die vikariierenden Formen (mindestens zum Teil) u. a. Dauert die Bedingungsänderung, die als Variationsreiz bezeichnet werden kann, an, so steigert sich die Variation, indem sich die Mittelwerte immer mehr nach der Plus- oder Minusseite verschieben und derart die extremen Varianten an Zahl zunehmen. Indessen zeigt sich in den genauer studierten Fällen, dass bei andauernder Einwirkung des Variationsreizes die Verschiebung der Mittelwerte eine immer geringere wird und bei Erlöschen des Reizes sogar ein Rückschlag in die Stammform eintritt; dass also die Varianten nicht konstant sind und ihre neuen Eigenschaften bei mangelndem Variationsreiz nicht, oder nur in vermindertem Maasse, auf die Nachkommen vererben. Nach de Vries kann, sobald sich die Züchtung auf ein einzelnes Merkmal beschränkt, das überhaupt mögliche Variationsziel bereits nach etwa fünf Generationen erreicht, aber noch schneller wieder aus extremen Varianten die Ausgangsform gezüchtet werden. Die Fähigkeit zu variieren (Variabilität) ist also keine unbegrenzte und die Variationsbreite jeder Form auf .ein gewisses, allerdings noch in keinem Falle genauer bekanntes, Maass beschränkt. Variabilität erscheint als Mittel zur Anpassung an den Wechsel der Existenzbedingungen, dem sich keine Art, ausser vielleicht ein Tiefseebewohner, ganz entziehen kann. Man nennt daher auch die abgeänderten Merkmale Anpassungscharaktere; sie seien hier kurz als Variate, als das was eigentlich verändert ist, bezeichnet. Da niemals allein ein einziges Merkmal, vielmehr immer deren mehrere (siehe das anfangs Gesagte) variieren, so erscheint jeder Variant durch das Auftreten eines bestimmten Variatkomplexes charakterisiert.

Mutation.

Als Mutationen werden die bekannten sprungweisen Veränderungen, die Monstrositäten und single variations (Darwin) die immer nur in geringer Zahl innerhalb einer Nachkommenschaft auftreten, bezeichnet. Ihr Auftreten erscheint nicht durch direkten Einfluss der Umgebung bedingt; ein Mutationsreiz ist daher zwar anzunehmen, bis jetzt aber noch in keinem Falle genauer nachgewiesen. Nur dürfte die Häufung günstiger Entwicklungsbedingungen im Verlaufe mehrerer Generationen die Mutabilität anregen (Korschinsky) und es erscheint nicht ausgeschlossen, dass bei steigender Erfahrung auch Mutanten, gleich den Varianten, künstlich hervorgerufen werden können. Die Mutation äussert sich im Auftreten von wesentlich neuen Charakteren (Mutaten) an den Nachkommen einer Stammform. Sie erfolgt nicht bloss in linearer Richtung, sondern nach allen möglichen Seiten hin und erscheint daher als richtungslose Abänderung, während die Variation durch den bekannten Variationsreiz bestimmt gerichtet ist. Die Mutanten sind in den meisten Fällen, soweit die Erfahrungen reichen, von Anfang an konstant. Sie selbst sind wieder variabel und es kommt nach de Vries nicht selten vor, dass ein neuer Mutant als Minusvariant auftritt, daher sein erstes Auftreten ein verstecktes ist und die neuen Charaktere (Mutatkomplex) gewissermaassen im Kampf mit den ursprünglichen Charakteren der Stammform stehen, jedoch allmählich, besonders bei begünstigender Züchtung, erstarken und an Konstanz gewinnen. Hierhin sind zu rechnen die meisten gärtnerischen Varietäten, soweit sie nicht durch Bastardirung entstanden sind, viele der in der Natur vorkommenden und gezüchteten

Tierrassen, die Menschenrassen und nach de Vries auch die meisten der zahllosen, nicht durch Kreuzung entstandenen, Unterarten der Linné'schen Species. Das geschichtliche Auftreten von Mutanten ist nur in sehr wenigen Fällen bekannt. Bedeutungsvoll erscheint der von de Vries geführte, experimentelle Nachweis von Mutation bei *Oenothera lamarckiana*, welche im Laufe von etwa 15 Jahren eine grössere Zahl von Mutanten entstehen liess. Fast alle dieser Mutanten waren von Anfang an konstant; nicht alle aber erwiesen sich als dauernd existenzfähig, da z. B. die *Oenothera lata* steril war, also überhaupt nicht gezüchtet werden konnte. Die Mutation ist entweder eine progressive, indem Mutate auftreten, die in der engeren Stammesgeschichte der betreffenden Form fehlten, oder eine retrogressive, indem vorhandene Eigenschaften verschwinden, oder eine degressive, indem früher bereits der Gattung angehörige Charaktere, die aber verschwunden waren, aufs neue hervortreten. Zur letzteren Mutationsart gehört der Atavismus in seinen meisten Fällen.

Artbildung durch Mutation.

Nach de Vries sollen neue Arten, ausser durch Bastardierung, ausschliesslich durch Mutation entstehen. Die auftretenden Mutanten sollen selbst wieder den Ausgangspunkt erneuter Mutation repräsentieren, da die Mutabilität keiner Form, auch wenn sie noch so konstant erscheint, abgesprochen werden kann. Denn, wie es scheint, ist Mutation an bestimmte Perioden (Mutationsperioden) gebunden, während dagegen die Variation immer eintreten kann. Es bedarf vermutlich einer inneren Reifung, welche die Form zur Mutation befähigt; doch hat man sich die Reifung keinesfalls in der Art, wie de Vries will, vorzustellen, da neue Charaktere nicht durch Auftreten neuer Keimesanlagen (Pangene) vermittelt werden, sondern latent immer vorhanden sind und ihre Manifestation nur an bestimmte Bedingungen geknüpft ist (siehe über Keimesanlagen bei Zelle, Allgemeines). Jeder Mutant wird von de Vries als neue, elementare Art gedeutet und alle Mutanten sollen sich insgesamt zu einem lückenlosen Stammbaum zusammenfügen. Die in Wirklichkeit vorhandenen Lücken seien einerseits bedingt durch den Einfluss des Kampfes ums Dasein, welcher unter den Mutanten eine Auslese trifft und die ungünstig abgeänderten ausrottet; anderseits dadurch, dass sämtliche Individuen einer Art mutieren, daher die Stammform ganz verschwindet. In den Unterartgruppen des Systems, die man sich durch Mutation entstanden zu denken hat, ist sehr häufig eine Stammform nicht festzustellen.

Diese de Vries'schen Anschauungen können hier nicht im vollen Umfange acceptiert werden. Es muss als ausgeschlossen gelten, dass Artbildung immer Mutation im geschilderten, eng begrenzten Sinne ist, da die histologischen Differenzen, welche grössere Gruppen von einander trennen, nicht, wie bereits bemerkt, durch Häufung von kleinen Abänderungen entstanden sein können. Wird der Begriff der Mutation auf die Bildung von Unterarten beschränkt, so ist als weiterer Begriff und als eigentlich wesentlicher Faktor der Artbildung die Descension anzunehmen, welcher Ausdruck für bedeutendere Abänderungen der Organisation hiermit eingeführt wird. Descendibilität ermöglicht die Ausprägung eines neuen Organisationsplanes, dessen Charaktere (Descensen) wesentlich von den Mutaten verschieden sind. In der Chorda und den Episomfalten des parietalen Enterocölblattes bei den Chordaten, in den Kiemenspalten

Artbildung durch Descension.

bei den Enteropneusten, in den vom Urdarm abgeschnürten Cölartaschen und in der eigenartigen Verwendung der vorderen Taschen (Hydrocöl) bei den Echinodermen, in der Vielschichtigkeit des Epiderms (*Sagitta*, Vertebraten), in den verschiedenen Nierentypen, im Hautmuskelschlauch bei den Würmern, im Mangel desselben bei den Arthropoden und Mollusken, in der mächtigen Entwicklung der transversalen Muskulatur bei den letzteren (Kriechfuss), in den Tracheen bei den Protracheaten, in den sekundären Plerosomen bei den höheren Plerocöliern, und in zahlreichen anderen Beispielen, sind Descensen gegeben, die im Verein mit anderen, gleich oder minder wichtigen (Descenskomplex), tiefgreifende Abänderung des gesamten architektonischen Gefüges bedingen und weitgehende Unterschiede zwischen den Stammformen und den Descendenten bedingen. Dass ein successives Hervortreten der erwähnten Charaktere unmöglich war, geht am deutlichsten aus Beispielen hervor, in denen auffallende Differenzen des Bauplans zwischen Larve und Imago bei einer Tierform nachweisbar sind. Die bereits in den vorhergehenden Kapiteln besprochenen wichtigsten Vorkommnisse solcher Divergenz seien hier nochmals angeführt.

Differenz von Larve und Imago.

Die Echinodermenlarve ist bilateral-, die Imago radial-symmetrisch gebaut; an der Larve tritt enge Beziehung zu den Enteropneusten, an der Imago Verwandtschaft zu den Cnidariern, hervor. Die Tunikatenlarve besitzt die Telochorda und zugleich im Schwanz Episomfalten; bei der Metamorphose geht der Schwanz, ausser bei den Appendicularien, zu Grunde. Beide Beispiele erklären sich nur befriedigend durch die Annahme plötzlicher grosser Abänderungen am plastischen, leicht nachgiebigen Material der Larven, ohne dass jedoch der ererbte Organisationsplan ganz hätte unterdrückt werden können. Man kann hier von einer disharmonischen Descension reden. In den Enteropneusten einerseits und Appendicularien anderseits kommt der neue, angestrebte Organisationsplan jedoch rein zur Entwicklung (harmonische Descension); die Echinodermen stellen daher, gleich den Ascidien und Salpen, Uebergangsformen vor, die wahrscheinlich weder mit den Ausgangs-, noch mit den Endformen durch zahlreiche Mittelformen verknüpft sind. Ein weiteres Beispiel sind die Schwämme, welche die Protozoen mit den Pleromaten verknüpfen. Während die Larven vieler Formen als echte Metazoenpersonen, wegen des Besitzes eines Gastrulamundes und wegen der einfachen Enteronanlage, erscheinen, zeigen die meisten der ausgebildeten Schwammformen noch Andeutungen des Kolonialstadiums, aus dem sie hervorgingen. Von besonderem Interesse ist das Verwandtschaftsverhältnis der Rotatorien zu den Anneliden. *Trochosphära* erscheint direkt als geschlechtsreife Trochophora. Keinesfalls hat man die Anneliden durch Vermittlung der Trochophora von *Trochosphära* abzuleiten, da dann die Bildung des segmentierten Annelidenkörpers durchaus unverständlich bliebe; vielmehr erscheint in der Trochophora ein Bauplan angedeutet, der bei der Ausbildung des Annelids wieder verwischt wird, dagegen bei *Trochosphära* zur Entfaltung kommt. Ein weiteres Beispiel siehe unten bei Besprechung der Siphonophoren. Ueberall gähnen zwischen den Hauptgruppen breite Lücken, die nach der Mutationslehre nur durch Aussterben zahlloser Zwischenformen, in Wirklichkeit aber auch nicht durch diese Annahme, erklärt werden können. Denn je mehr die Kenntnis der ausgestorbenen Tiere wächst, um so auffallender bleibt der Mangel von so zahllosen

Zwischenformen, als sie nach der Theorie gefordert werden müssen, da die gefundenen Ueberreste zumeist eigenartig spezialisierten Gruppen angehören und nur in seltenen Fällen Uebergänge, diese aber auch nur in grossen Schritten, vermitteln. Formen, in denen sich die Charaktere zweier oder auch mehrerer Hauptgruppen vereinen, sind nach der hier vertretenen Anschauung über Descension typische Uebergangsglieder. *Peripatus* vereinigt Würmer und Tracheatencharaktere; für die Ausbildung der Nephrocöls (Endbläschen an den Nephridien), des Herzens mit seinen Ostien, des Hämocöls, des Perikardseptums, der Gonaden, der Krallen, vor allem aber der Tracheen, sind Uebergänge von den Würmern her nicht nachweisbar; einzelne dieser Merkmale, mit anderen, neuen gemischt, bestimmen auch den Organisationsplan der parallel zu den Tracheaten sich entwickelnden Crustaceen. Als weitere Uebergangsformen sind zu erwähnen: *Ctenoplana* zwischen den Ctenophoren und Turbellarien, die Nemertinen zwischen den Turbellarien und Anneliden, die Solenogastres zwischen den Würmern (welche Gruppe?) und Amphineuren, die Scyphomedusen zwischen den Hydrozoen und Anthozoen, *Amphioxus* zwischen den Enteropneusten und Vertebraten. Damit soll nicht gesagt sein, dass sich nicht noch weitere Mittelglieder finden lassen werden oder dass keine solche ausgestorben wären; gross wird die Zahl dieser jedoch keinesfalls sein. Allmähliche Ausgestaltung eines neuen Organisationsplanes bleibt schon wegen der Einheitlichkeit, die sich in jedem Plan offenbart, unverständlich; es giebt nun aber eine ganze Anzahl von Tieren, die direkt als Monstrositäten, als Zerrbilder, erscheinen, weil hier Charaktere verschiedener Typen sich in befremdlicher Weise mischen. So z. B. bei den Echinodermen, den Tentakulaten, *Sagitta, Gordius* und bei anderen, die sich schwer im System einreihen lassen. Hier halten sich zwei Anlagen die Wage, wie es vergleichsweise bei Bastarden der Fall ist. Wollte man die zweite verbreitete Annahme, in Hinsicht auf die Seltenheit von Uebergangsformen, vertreten, dass nämlich bei Artbildung die Stammform meist völlig in die Descendenten aufgehe, so würde wieder das Vorhandensein solch eigenartiger vermittelnder Formen befremden, da hier von einem selbständigen, seitwärts führenden Entwicklungsgang nicht geredet werden kann. Am deutlichsten zeigt sich aber die Unrichtigkeit der letzteren Annahme, wenn eine einzelne Gruppe genauer auf ihre inneren Zusammenhänge geprüft wird. Es sei als Beispiel hier die Ordnung der Siphonophoren herangezogen (vergleiche zum Verständnis die systematische Arbeit von K. C. Schneider im Zool. Anzeiger 1898).

Uebergangsformen.

Siphonophoren.

Unter den Siphonophoren lassen sich mehrfach deutliche Entwicklungsreihen nachweisen. Den Ausgangspunkt stellt *Sphäronectes* unter den Calycophoren vor, an welche Form sich nach einer Richtung hin *Rosacea* (*Praya*) und *Hippopodius*, nach der anderen Richtung hin die Diphyiden, vielleicht unter direkter Abspaltung von *Rosacea*, anschliessen. Ueber diese verwandtschaftlichen Beziehungen kann kein Zweifel sein: speziell bei *Rosacea* lässt sich eine dichotome Spaltung von *R. plicata* über *cymbiformis* zu *dubia* (*Stephanophyes* Chun) und über *diphyes* zu *Hippopodius* nachweisen. Ein dritter Zweig, dessen Angliederung an eine bestimmte Form nicht möglich ist, führt zu *Amphicaryon* (*Mitrophyes*). Die Grösse der Descensionsschritte ist sehr verschieden: sie ist klein von *R. plicata* zu *cymbiformis* und *diphyes*, ansehnlicher von

cymbiformis zu *dubia*, bei welch letzterer Form in der Ausbildung von Tastern und einer zweiten Nesselknopfart ein Physophorencharakter eingeführt wird, am grössten von *diphyes* zu *Hippopodius*. Alle Formen zeigen Varianten (oder Mutanten?), die mehrfach zur Aufstellung neuer Arten Anlass gaben; so schwankt z. B. die Form und Zahl der Deckglocken, auffällig auch die Färbung, bei den *Rosacea*arten, die Tiefe des Hydröciums bei *Sphäronectes*, die Zähnelung der Deckglocken, Form der Deckschwimmsäule und andere Charaktere bei *Hippopodius hippopus*. Durch Häufung solcher Abänderungen wäre aber in keinem Falle eine neue Gattung aus *Sphäronectes* und *Rosacea* hervorgegangen; die Entwicklung von *Hippopodius* aus *R. diphyes* setzt eine Abänderung des gesamten Organisationsplanes voraus, der sich in der Verkürzung des Stammes, im Deckstückmangel und in der lokalisierten Anordnung der Gonophoren ausprägt. Die Annahme zahlreicher Zwischenformen, die entweder unbekannt oder ausgestorben oder sämtlich in *Hippopodius* übergegangen sind, nützt hier gar nichts. Warum hätte sich z. B. *R. diphyes*, deren Beziehung zu *Hippopodius* wegen Ausbildung einer zweireihig-sechsglockigen Deckschwimmsäule offenkundig ist, erhalten, wenn die Descension eine allgemeine gewesen wäre? Dass weitere Uebergangsglieder noch gefunden werden sollten, kann zwar natürlich nicht bestritten werden, ist aber wenig wahrscheinlich; vor allem bleibt sehr fraglich, ob solche Zwischenformen sich successiv an *Hippopodius* annähern, ob sie nicht vielmehr Vermischung der Charaktere beider Gattungen zeigen würden.

Der Unterschied zwischen successiver (schrittweiser) und plötzlicher (sprungweiser) Descension tritt am deutlichsten in der Unterordnung der Physophoren hervor. Hier fällt als fortlaufende Reihe mit schrittweiser Abänderung die Familie der Agalmiden sofort ins Auge. Von *Stephanomia incisa* über *Agalma* zu *Cupulita* steigert sich die Auflösung der Stammgruppen und werden die Massenverhältnisse der Deckstücke reduciert. Immerhin sind die Schritte derartige, dass sie durch Mutation nur bei Annahme des Aussterbens vieler Zwischenglieder oder durch äusserst lückenhafte Kenntnis der existierenden Formen erklärt werden könnten. An die Agalmiden schliessen sich aber als Seitenzweige noch eine Anzahl charakteristischer Formen ganz unverkennbar an, die nur durch sprungweise Descension entstanden sein können. Am nächsten steht *Anthemodes*, die direkt in die Familie eingereiht werden muss, aber doch nicht an eine bestimmte bekannte Form anknüpft. Unbestreitbar ist ferner die Beziehung zu *Nectalia*, die ihrerseits wieder zu *Physophora* und letztere Form wieder zu *Angela* (Auronectiden Häckel's), überleitet. In dieser Reihe tritt fortschreitende Verkürzung und eigenartige Umbildung des Stammes als bestimmendes Descens hervor, während zugleich die Deckstücke gänzlich reduziert werden und an der Schwimmblase ein proximaler Porus zur Ausbildung kommt. Die Differenzen sind zwischen den einzelnen bekannten Gliedern der Reihe so bedeutende und fundamentale, dass eine schrittweise Entwicklung nicht zur Entstehung hätte genügen können. Von den Agalmiden abzuleiten ist ferner *Forskalia*, die gerade in histologischer Beziehung nahe verwandt, in formaler jedoch weit gesondert, erscheint. *Apolemia* dürfte, sowohl in histologischer, als auch formaler, Hinsicht an die Basis der Physophorengruppe gehören. Am interessantesten erscheint *Athorybia*. Sie gleicht auffallend den

Larven von *Stephanomia incisa*, *Agalmopsis elegans* und *Physophora*, so dass die Larven direkt als *Athorybia*stadium bezeichnet werden. Die Stammbildung ist hier völlig unterdrückt; als Centrum des Organismus erscheint die Schwimmblase, die von einem dichten, an einem besonderen Träger ansitzenden, Deckstückkranz umgeben wird. Derart prägt sich an der Larve und an *Athorybia* ein Organisationsplan aus, der noch über die Centralisierung, wie sie bei *Nectalia*, *Physophora* und *Angela* erstrebt wird, hinausgeht und direkt auf die Chondrophoren verweist, in denen die höchste Einheitlichkeit der Organisation unter allen Siphonophoren erreicht wird. Auch bei den Agalmiden und Physophoriden ist also die Larve höher organisiert als die Imago, ebenso wie es für die Spongien, Echinodermen und Tunikaten hervorgehoben wurde. Es sei hier noch erwähnt, dass an die Agalmiden, und zwar speziell an die *Cupulita*larven, vielleicht auch die Unterordnung der Cystonecten sich anschliessen dürfte, da die betreffenden Larven der Deckstücke entbehren, ein Charakter der für die Cystonecten neben anderen von Bedeutung erscheint. Unter den Cystonecten stellen *Rhizophysa*, *Epibulia* und *Physalia* eine aufs deutlichste ausgeprägte Reihe dar, innerhalb deren gleichfalls eine völlige Unterdrückung des Stammes angestrebt und erreicht wird. Die drei Gattungen sind aber durch weite Zwischenräume getrennt, die Descension kann hier also gleichfalls nur eine sprungweise gewesen sein.

Aus dieser Uebersicht ergiebt sich, dass in der Ordnung der Siphonophoren die Descension sich in mannigfacher Weise abgespielt haben muss. Neben sehr kleinen Schritten, die als Mutationen zu bezeichnen sind und zur Entstehung mancher der zahlreich vorhandenen Varietäten geführt haben dürften, lassen sich Schritte unterscheiden, durch welche Arten, Gattungen, Familien und selbst Unterordnungen entstanden. Wie aber bei den Siphonophoren, so dürfte es in allen Tiergruppen bestellt sein. Mutation allein genügte keinesfalls zur Entstehung der existierenden Tierformen; grössere Schritte, ja weite Sprünge, die hier insgesamt als Descensionen bezeichnet werden, sind unbedingt anzunehmen. Dabei kann von einem prinzipiellen Unterschied zwischen Mutation und Descension nicht die Rede sein; in beiden Fällen werden neue Charaktere eingeführt, die jedoch gradweise wesentliche Differenzen aufweisen. Je grösser der Schritt, um so tiefgehender ist die Abänderung des architektonischen Aufbaues; ein Descenskomplex kann sich auf Hauptzüge des letzteren erstrecken, die von Mutatkomplexen nicht tangiert werden. Es kann übrigens ein und derselbe Charakter zweifellos in dem einen Falle als Mutat, im anderen als Descens von grosser Bedeutung, je nach der abändernden Tierform, gelten. Wie eingangs hervorgehoben wurde, ist die Zahl der histologischen Charaktere keine übermässig grosse, woraus sich erklärt, dass immer wieder die gleichen Charaktere in den verschiedensten Gruppen auftreten. Als ganz besonders auffallend seien hier Konvergenzerscheinungen hervorgehoben, die innerhalb mehr oder weniger weit von einander entfernter Tiergruppen nicht selten beobachtet und als Mimicry (Nachäffung) bezeichnet werden. Sie kommen vor allem bei Insekten, doch auch in anderen Gruppen, z. B. Schlangen, vor. Als eigenartige Konvergenzerscheinungen lassen sich vielleicht auch die überraschenden Anpassungen von Tieren an Pflanzen deuten, z. B. die Anpassung langschnäbliger Kolibris an bestimmte Pflanzen mit langröhrigen Blüten.

Mimicry.

Mutation und Descension bedeuten Durchbrechungen der Gesamtveranlagung einer Tierform. Zum Verständnis der Phylogenese empfiehlt es sich, auf die im Kapitel Cytologie (Zelle, Allgemeines) besprochene Ontogenese zurückzugreifen. Beide Prozesse können mit einander verglichen werden, da sie Entwicklungen hochdifferenzierter Mannigfaltigkeiten aus etwas Einfachem darstellen. Den Ausgangspunkt repräsentiert in der Ontogenese das Ei, in der Phylogenese das erste Lebewesen. Die Ontogenese untersteht dem richtenden Einfluss der Gesamtveranlagung (physiologische Artveranlagung), die für jede Tierform charakteristisch ist und bei entsprechender Auslösung die Entwicklungsrichtung der Zellen bestimmt. Durch das Variationsvermögen erscheint der Rahmen, innerhalb dessen sich normaler Weise das Leben einer Tierform abspielt, bei Veränderung der Existenzbedingungen erweiterungsfähig, wobei jedoch bestimmte, verschieden weit umsteckte, Grenzen nicht durchbrochen werden können. Man hat dem Begriff der physiologischen Artveranlagung, der unter gleich bleibenden Bedingungen die Biologie jeder Form umgrenzt, den Begriff der Variationsveranlagung anzugliedern, der überhaupt die Potentialität jeder Form erschöpft. Somit steht die Variation zur Mutation und Descension in fundamentalem, unüberbrückbarem Gegensatz. Beide letztere Vorgänge können befriedigend nur bei Annahme einer Gesamtveranlagung der Tierwelt, die einen richtenden Einfluss auf die Phylogenese ausübt, verstanden werden. Wie ein Organismus sich aus unzähligen Zellen zahlreicher Art zusammensetzt, so das gesamte Tierreich aus Tierformen der mannigfaltigsten Art. Wie aus einer indifferenzierten Zelle eine höher specialisierte nur unter dem Einfluss der Artveranlagung entstehen kann, so aus einer beliebigen Stammform ein höher differenzierter Descendent nur unter dem Einfluss der phylogenetischen Gesamtveranlagung. Wie aber bei ersterem Vorgang auch die Eigenveranlagung der Zellen von Wichtigkeit ist, so gleichfalls bei der Artbildung die Eigenveranlagung der abändernden Art, welche Abänderungen nur in bestimmten Grenzen zulässt. Wie bei der Ontogenese die Entwicklungsschritte sehr verschieden weite sind, so auch bei der Phylogenese; während kleine Schritte nach vielen Richtungen hin erfolgen können, erscheint die Möglichkeit sprungweiser Veränderung beschränkter. Wie die Auslösungen für Abänderung der Zellen so geringfügige sein können, dass sie sich unsrer Beurteilung vielfach völlig entziehen, so sind uns auch die Auslösungen der Mutationen und Descensionen vor der Hand unbekannt. Zweifellos müssen aber Auslösungen durch äussere Ursachen in allen Fällen angenommen werden. Wie nicht sämtliche primitive Zellen bei der Ontogenese sich zu den spezialisierten des fertigen Organismus entwickeln, sondern immer indifferenzierte zurückbleiben, die für neue Ontogenesen und für Regenerationen in Betracht kommen; so ändern wohl auch niemals alle Individuen einer Art ab, wie ja schon daraus hervorgeht, dass überhaupt höhere und niedere Tiere zu unterscheiden sind.

Artveranlagung.

Gesamtveranlagung der Tierwelt.



Spezieller Teil.



A. Pleromata.

a) Dyskineta.

I. Porifera (Spongia), Schwämme.

Classe: Calcarea.

Sycon raphanus O. Schm.

Uebersicht.

Besonders instruktiv sind mediale Längsschnitte, da sie die beste Uebersicht über das Kanalsystem geben. Die Form des Schnittes ist eine cylindrische mit abgerundetem basalem und halsartig verdünntem oscularem Ende. Am Ende des sog. Oscularrohres liegt das Osculum, eine weite Oeffnung, durch welche das abführende Kanalsystem ausmündet. Im einzelnen ist die äussere Kontur sehr kompliziert, da die ganze Oberfläche, mit Ausnahme des Oscularrohres, von Papillen übersät ist, deren jede einer Geisselkammer (Kammerkegel) entspricht, während in den schmalen Einschnitten dazwischen die Dermalporen, welche in das zuführende Kanalsystem leiten, gelegen sind. Jeder Kammerkegel trägt einen Busch von langen einstrahligen Spicula, die aus dem Schwammgewebe divergierend heraustreten. Das Oscularrohr ist umgeben durch einen dichten, gegen das freie Ende hin sich leicht erweiternden Kranz von besonders langen, sehr dünnen Einstrahlern. Gegen das basale Ende hin nimmt die Höhe der Kammerkegel ab. Mit dem basalen (prostomalen) Ende haftet der Schwamm an der Unterlage fest.

Im Körper ist ein kompliziertes Hohlraumsystem (Fig. 233) entwickelt, in dem Wasser in bestimmter Richtung cirkuliert. Durch unregelmässig umgrenzte Poren, welche sich in den Furchen zwischen den Kammerkegeln dicht verteilen (Dermalporen), strömt das Wasser in ein Lakunensystem von zuführenden Kanälen, die sich tief in das Gewebe hineinerstrecken und sich im Umkreis regelmässig gestalteter, radial gestellter Tuben (Geisselkammern), ausbreiten, mit denen sie sich durch enge Poren (Kammerporen oder Prosopylen), deren eine grosse Zahl auf jede Kammer kommt, verbinden. Nur am inneren Ende der sackförmigen Kammern fehlen sie; am äusseren Ende, welches in einem Kammerkegel liegt, münden Poren direkt von

aussen ein. Dagegen öffnet sich das innere Ende mit weiter Mündung (Kammerostium oder Apopyle) in einen kurzen abführenden Kanal, der unmittelbar hinter dem diaphragmaartig umgrenzten Ostium sich ausweitet und zu einem grossen cylindrischen Sammel-(Central-) raum führt, der alle abführenden Kanäle aufnimmt und durch das Osculum nach aussen ausmündet.

Die Oberfläche des Schwammes wird von einem dünnen Epiderm überkleidet, das direkt in das gleichbeschaffene Epithel des Kanalsystems (Kanalepithel, Fig. 288) übergeht. Beide stammen

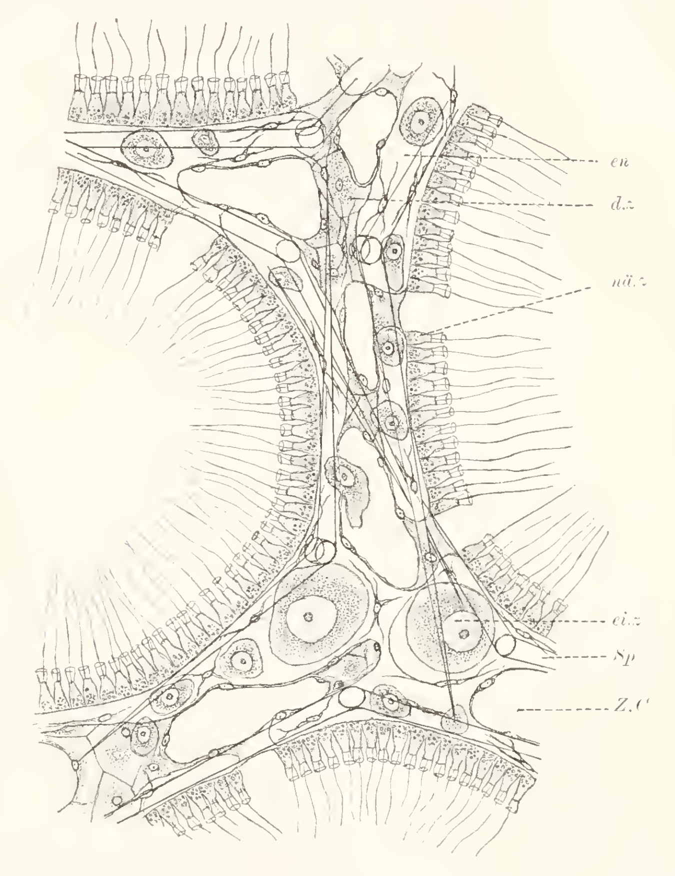


Fig. 288. *Sycon raphanus*, übersichtliche Darstellung der Gewebe, nach F. E. SCHULZE. Es sind vier Geisselkammern angeschnitten, die Kammerporen durch Lücken zwischen den Nährzellen angedeutet; *nä.z* Nährzelle, *Z.C* zuführender Kanal, *d.z* flächenhaft getroffene Deckzelle eines zuführenden Kanals, *ei.z* Eizelle (die kleineren abgerundeten Zellen sind Urgenitalzellen, die ganz kleinen, verzweigten sind Bindezellen), *en* Enchym, *Sp* Spiculum.

vom Ektoderm der Larve und sind scharf unterschieden vom Epithel der Geisselkammern (Enteroderm), dessen hohe, mit langen Geisseln versehene, Nährzellen die Cirkulation des Wassers besorgen. Entsprechend der Verteilung der Kammern besteht somit das Enteron aus einer grossen Zahl völlig von einander getrennter Räume. Zwischen Epiderm und Enteroderm ist das Mesoderm in Gestalt eines gallertigen

Füllgewebes (Protopleroni) mit eingelagerten Skeletelementen (Spicula) und Urgenitalzellen entwickelt. Es bildet im Umkreis der Geisselkammern nur einen dünnen Belag, ist jedoch in den Endkegeln etwas kräftiger, am stärksten aber zwischen den abführenden Kanälen, in Umgebung des Sammelraumes, entwickelt. Hier bildet es die innere, centrale Zone des Schwammgewebes, die gegen aussen hin von der Kammerzone umgeben wird; eine selbständige Dermalzone, die bei anderen Kalkschwämmen vorkommt, fehlt (siehe bei Silicea weiter unten).

Die Spicula zeigen regelmässige Anordnung. Bereits erwähnt wurden sehr lange dünne Einstrahler (Rhabden), die das Osculum kranzartig umgeben, und minder lange, aber verhältnismässig kräftigere, die aus den Kammerkegeln hervorragen. Es finden sich hier auch kleine Rhabden von gewöhnlicher glatter Stabform und andere mit Zackenbesatz und mit Endknopf (SCHULZE). In der Centrallage überwiegen Vierstrahler (Tetractinen), deren drei basale Strahlen dem Epithel des Sammelraums dicht anliegen, während der vierte, apicale, Strahl in den Raum vorspringt und sich leicht gegen das Osculum hin krümmt. In der Umgebung der Kammern finden sich hauptsächlich Dreistrahler (Triactinen) mit unpaarem, sagittalem Strahl, der bald länger, bald kürzer als die anderen ist und sich gegen die Kammerkegel hin wendet, während die paarigen, lateralen, Strahlen centralwärts gerichtet sind. Nur an jenen Dreistrahlern, die mit ihren lateralen Strahlen in die centrale Lage zu liegen kommen, bilden laterale und sagittale Strahlen rechte Winkel zueinander. In den kleinen, von den Strahlen umgrenzten, Flächen liegen die Poren und Ostien.

An den weiblichen Tieren, die gewöhnlich vorliegen, trifft man auf Eizellen oder Furchungsstadien, die sich in der Gallerte längs der Geisselkammern verteilen und das Epithel derselben gegen das Lumen hin vorwölben.

Epiderm und Kanalepithel.

Die ektodermalen Epithelien sind im allgemeinen stark abgeplattet und liegen als dünne Schicht der Gallerte auf. Besonders das Epiderm ist auf Schnitten oft nur durch die leicht verdickten Kernregionen der Zellen zu unterscheiden, während das Kanalepithel durch reichlichere Einlagerung von Körnchen sich schärfer abhebt. Nur eine Zellart kommt vor, die Deckzellen, deren Aussehen sehr variiert (Fig. 289). Den seitlichen Umrissen nach sind die Deckzellen polygonal begrenzte Flächen von beträchtlichem Umfange. Am besten sind die Zellgrenzen bei Silberschwärzung zu erkennen, treten jedoch gelegentlich auch am lebenden Materiale deutlich hervor (SCHULZE). Ob Schlussleisten vorhanden sind, bleibt fraglich. Die Kernregion zeigt ein variables Verhalten. Sie springt entweder buckelartig gegen aussen vor, wobei dann die basale Zellkontur glatt verläuft; oder die distale Endfläche ist völlig flach, während sich dagegen das unter dem Kern gelegene Sarc in die Gallerte einsenkt und Fortsätze abgiebt, die sich wie die Ausläufer der Gallertzellen verhalten (siehe unten). Die bereits erwähnten Körner beschränken sich dann auf den oberflächlichen Zellabschnitt (deckender Teil), fehlen aber dem in die Gallerte eingesenkten (aufrechter Teil). Manchmal erscheint der

aufrechte Teil, in welchen auch der Kern zu liegen kommt, nur wie durch einen dünnen Stiel mit dem deckenden verbunden. Um Anbahnung einer völligen Auswanderung von Deckzellen in die Gallerte

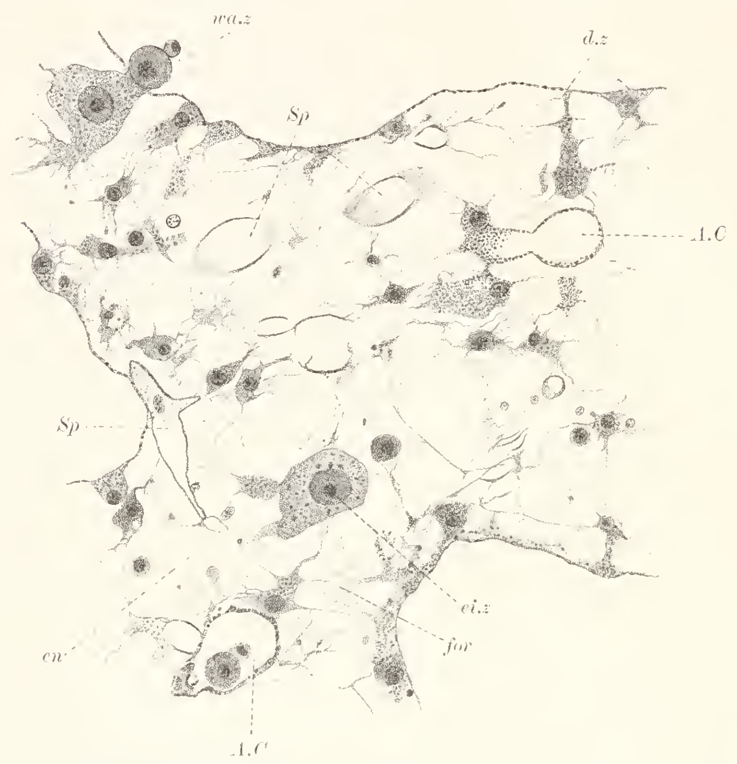


Fig. 289. *Sycon raphanus,* Stück der Centralzone, es sind mehrere abführende Kanäle, zwei ziemlich flächenhaft (*A.C*) getroffen. *d.z* Deckzellen des Kanalepithels, *ei.z* Eizelle, *wa.z* Wachstumszellen. *for* Fortsätze von Deckzellen, *Sp* Spicula (nur als Lücken innerhalb der Spicularscheiden angedeutet), *en* Enchym. Die Bindezellen sind nicht bezeichnet.

dürfte es sich kaum handeln, da eine ähnliche Lagerungsweise bei vielen Spongien (siehe bei *Silicea*) beobachtet wird und Bilder, die auf Ablösung hin deuteten, nicht sicher festgestellt werden konnten. Gewöhnlich beobachtet man das ersterwähnte Verhalten.

Das Sarc ist von dichter Beschaffenheit und enthält dreierlei Arten von Körnchen eingelagert. Am häufigsten sind runde Körner von geringer gleichmässiger Grösse, die wenig Neigung zur Farbstoffaufnahme bekunden und im deckenden Zellteil, vor allem in der Umgebung des Kerns, sich verteilen. Sie sind am häufigsten in den Deckzellen des abführenden Kanalsystemes und stellen wohl blasse Pigmentkörner vor. Die zweite Art sind kleine krystallartige Körner von lebhaftem Glanz und gelblicher Färbung, die eine dichte Sphäre nahe am Kern bilden und selten vermisst werden. Vielleicht repräsentieren sie Exkretkörner. Die dritte Art fehlt oft und zeigt, wenn vorhanden, verschiedene Dimensionen. Sie dürften als Trophochondren zu bezeichnen sein; durch Saffranin werden sie vor allem intensiv gefärbt. Bei Hämatoxylinfärbung sind sie von den Pigment-

körnern nicht zu unterscheiden. — Eine deutliche Gerüststruktur ist in den Deckzellen nicht nachweisbar.

Am basalen Pole (Fig. 290) konnte bei einzelnen Tieren (ob bei allen?) eine grubenartige Einsenkung des Epiderms, an deren Seiten- und Bodenflächen die Deckzellen dicht gedrängt liegen und in die Gallerte auswandern, festgestellt werden. Ueber diesen Vermehrungsherd siehe Näheres bei Besprechung der Gallerte.

Die kleinen ellipsoiden Kerne färben sich dunkel, zeigen einen deutlichen Nucleolus und daneben ein ziemlich dichtes Mitom.

Fig. 290. *Sycon raphanus*, prostomaler (Fuss-) Pol, zeigt die Einwanderung von Epithelzellen (*e.z*) ins Protopterom. *en* Enchym, *b.z* Bindezellen, *Gei.K* Geisselkammern.

Enteroderm.

Das Enteroderm besteht ebenfalls aus nur einer Zellart, den Nährzellen, die gewöhnlich, wegen der Anwesenheit eines hohen Kragens, als Kragenzellen (Choanocyten) (Fig. 291), bezeichnet werden. Die Form der Nährzellen ist eine cylindrische, wechselt

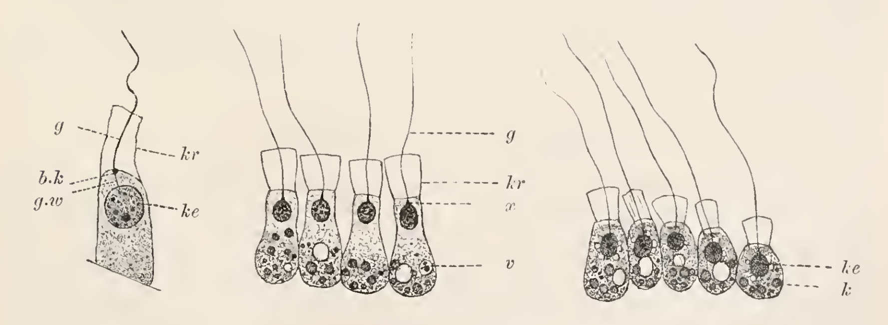


Fig. 291. *Sycon raphanus*, verschiedene Formen der Nährzellen. *ke* Kern, *g* Geissel, *kr* Kragen, *b.k* Basalkorn, *g.w* Geisselwurzel, *k* eosinophile Körner (Throphochondren?), *v* Vakuole mit Exkretkörnern, *x* scheinbares Ende der Geisselwurzel am Kern.

übrigens stark, wohl infolge verschiedener physiologischer Zustände, erscheint übrigens auch sehr abhängig von der Konservierung. Distal sind die Zellen, wenn langgestreckt, halsartig verdünnt; sie berühren sich dann gegenseitig nur mit den basalen Abschnitten. In anderen Fällen ist die Form gleichartiger, die Zellen sind kürzer und berühren sich fast in ganzer Länge. Die basale Endfläche ist leicht konvex gekrümmt oder eben; gelegentlich erscheint sie unregelmässiger begrenzt, und manchmal in pseudopodienartige Fortsätze ausgezogen. Die Oberfläche ist immer leicht konvex gekrümmt; sie trägt am Rande den Kragen, in der Mitte eine kräftige Geissel, die mehr als doppelt so lang als die Zelle ist. Der Kragen hat etwa halbe Zellhöhe, ist am konservierten

Materiale meist geschrumpft und daher in Längsfalten gelegt. Eine Struktur ist an ihm nicht sicher zu unterscheiden. Häufig verkleben die benachbarten Kragen unter einander und bilden dann in geringem Abstand von den Zellen eine unregelmässige Membran (sog. SOLLAS'sche Membran), aus deren Lücken die Geisseln hervorragen. Es ist dies kein normales, sondern ein degeneratives Verhalten (VOSMAER u. PEKELHARING).

Am Sarc unterscheidet man eine zarte Membran, die distal durch den Kragen fortgesetzt wird. Die Geissel verlängert sich ins Sarc hinein in eine Stützfibrille (Geisselwurzel), die wenigstens im distalen Zellabschnitt, von der Oberfläche bis zum Kern, gut zu verfolgen ist, am Kern aber im dichteren Sarc zu enden scheint. Wenn der Kern basal liegt, was an Präparaten allerdings nur selten der Fall ist, ist auch die Stützfibrille in grösserer Länge nachweisbar. Sie wird an der Zelloberfläche durch ein Basalkorn geschwellt, das sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzt. Zu dieser Feststellung bedarf es besonders günstiger Präparate.

Der Kern liegt in vivo (SCHULZE) meist im basalen Zellteil, an den Präparaten dagegen nahe der Oberfläche. Ob thatsächlich, wie es scheint, die Geisselwurzel an ihm fixiert ist, bedarf erneuter Untersuchung. Er zeigt kuglige oder kurzellipsoide Form, färbt sich stark und enthält ein deutliches Kernkörperchen.

Granulationen sind immer im Sarc, und zwar vor allem im basalen Bereiche, vorhanden. In der Hauptsache dürften es Trophochondren sein, die verschiedene Grösse aufweisen und sich mit Saffranin und Eisenhämatoxylin intensiv färben. Ausserdem kommen gelblich-bräunliche, krystallartige glänzende Körner vor, die oft völlig fehlen und wohl Exkretkörner vorstellen; sie liegen in kleinen Vakuolen. Ferner sieht man basal meist eine grosse, helle und kontraktile Vakuole eingelagert.

Füllgewebe (Protoplerom).

Das Füllgewebe ist durchwegs von gleichartiger Beschaffenheit und stellt sich als Enchymgewebe mit eingelagerten Skeletelementen dar. Zu unterscheiden ist ein hyalines gallertiges Enchym, das stellenweise, so in den Endkegeln über den Geisselkammern, sich zu einer schwach färbbaren Grundsubstanz verdichtet. Eingelagert sind zwei Arten von Zellen, Bindezellen und Urgenitalzellen (siehe über diese im besonderen Kapitel), und ausserdem die so charakteristischen, kalkigen Skeletstücke, die Spicula, über deren Form und Anordnung schon bei Besprechung der Uebersicht das Nötige gesagt wurde.

Bindezellen. Ziemlich gleichmässig verteilt finden sich im Enchym sternförmige oder spindelige, reich verästelte Zellen, die als Gallertbildner zu deuten sind. Ihre Grösse schwankt, doch sind sie immer kleiner als die Urgenitalzellen; vor allem ist der rundliche Kern nur von geringer Grösse, etwa übereinstimmend mit dem einer Deckzelle, und auch von gleicher Beschaffenheit (siehe dort). Das Sarc ist von dichter Struktur; Fäden sind nicht sicher zu unterscheiden. Von Körnern lässt sich nicht selten die gleiche Sphäre gelber krystallähnlicher Körnchen nachweisen, wie in den Deckzellen; es kommen auch vereinzelt Trophochondren, die sich mit Saffranin lebhaft rot färben, wohl aber nur selten Pigmentkörner, vor. Die Verästelung

der Zellen erscheint charakterisiert durch Neigung, feinste Fortsätze zu entwickeln, welche die Gallerte wie ein Netz durchspannen und besonders bei Eisenhämatoxylinfärbung hervortreten. Lange gleichmässig dicke Ausläufer kommen seltener vor. Ueber die Bildung des wasserklaren Enchyms, sowie der dichteren Grundsubstanz, die beide ohne scharfe Grenze in einander übergehen, ist nichts bestimmtes auszusagen. Beide erscheinen als Ausscheidungsprodukte der Bindezellen, die immer selbständig und der Formveränderung fähig bleiben. Manchmal hat man den Eindruck, als sei die Färbbarkeit der Grundsubstanz durch Anwesenheit einer äusserst feinen Granulation bedingt.

S p i c u l a. Die Spicula werden von sog. S k l e r o b l a s t e n (Fig. 292) gebildet, die sich nicht von den Bindezellen unterscheiden. Wahrscheinlich ist jede Bindezelle, ausser zur Enchym-, auch zur Skeletbildung befähigt. Jeder Einstrahler entsteht intracellulär als ein kleiner Kalkkörper, der von einer zarten Hülle (S p i c u l a r s c h e i d e) eingehüllt ist. Die Scheide färbt sich leicht mit Hämatoxylin, auch mit Eisenhämatoxylin; sie ist als bindiges Abscheidungsprodukt der Zelle aufzufassen. Das Spiculum wächst rasch in die Länge, indem sich zugleich die Zelle streckt und das Sarc derselben sich auf der Scheide mehr und mehr verdünnt. Nach Fertigstellung des Spiculums zieht sich die Zelle zusammen und giebt den Zusammenhang mit dem Bildungsprodukte ganz auf. Sie erscheint nun wieder als echte Bindezelle. Die Spicula bestehen aus Kalkspat und sind, nach Bütschli, fein geschichtet, was auf der Anordnung feinster Waben beruht. Organische Substanz ist in ihnen nicht nachweisbar; ein sog. Achsenfaden, der dagegen den aus amorpher Kieselsäure bestehenden Spicula der Silicea zukommt, fehlt durchaus, doch verhält sich die axiale Kalksubstanz etwas abweichend.

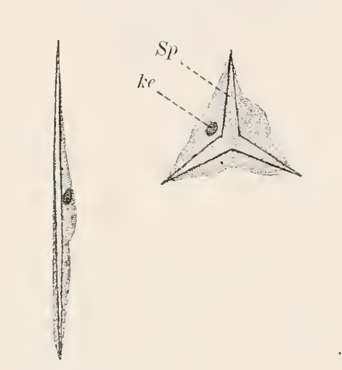


Fig. 292. *Sycon setosus*, S k l e r o b l a s t e n, nach O. Maas. *Sp* Spiculum, im Skleroblasten gelegen, *ke* Kern des Skleroblasten.

Nach Maas entstehen auch die Drei- und Vierstrahler in einer einzigen Zelle, doch treten später noch andere Zellen heran und fördern die Bildung. Ob sich auch an der Bildung von Einstrahlern mehrere Zellen beteiligen, bleibt fraglich. Die Scheiden fertiger Spicula erscheinen oft durch Züge von Grundsubstanz an Berührungspunkten innig verbunden, wodurch wohl allein das innige Gefüge des Schwammgewebes zustande kommt. Das Skelet bildet einen Ersatz für die mangelnde Festigkeit der Bindesubstanz.

Minchin giebt für C l a t h r i n i d e n die Anlage der Dreistrahler in drei dicht aneinander tretenden Gallertzellen (Zelltrios) an, die sich zunächst in sechs teilen (Sextetts). Jeder Strahl wird gesondert angelegt, doch verschmelzen sie sehr zeitig. Bei Vierstrahlern wird der vierte Strahl von einer Porocyte (siehe unten) geliefert. Bei der ersten Anlage sind die Spicula von amorpher Struktur; sehr bald aber, bei den Dreistrahlern sobald die Vereinigung der drei Strahlanlagen eintritt, wird das Gefüge krystallin und jedes Spiculum erscheint bei gekreuzten Nicols als ein einheitlicher Krystall (v. Ebner).

Minchin unterscheidet neben den Bindezellen sogenannte P o r o-

cyten (Fig. 293), die durch Entwicklung eines intracellulären Kanals die kurze Verbindung der Geisselkammern mit den zuführenden Kanälen herstellen. Die Porocyten wären demnach Epithelzellen, die sich jedoch, wie bei Asconen die meisten Deckzellen, an der Skeletbildung beteiligen; die auch als Skleroklasten funktionieren sollen, d. h. bereits gebildete Skeletsubstanz wieder aufzulösen vermögen. Bei *S. raphanus* sind besondere Porocyten nicht nachweisbar. Sie sind ferner ausgezeichnet durch Kontraktionsvermögen, da immer eine Anzahl Kammerporen verschlossen angetroffen werden. Das gleiche gilt auch für die Dermalporen, in deren Umgebung die polygonalen Deckzellen gestreckte Form annehmen und insgesamt einen Sphincter vorstellen, wie er bei anderen Schwämmen (siehe bei Silicea) von Bindezellen gebildet wird.

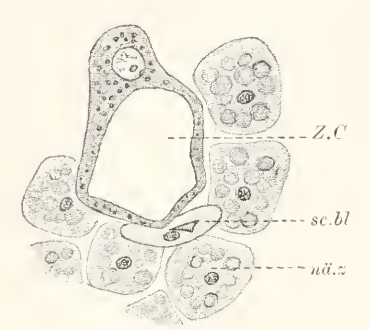


Fig. 293. *Sycon setosus*, Porenzelle, nach O. MAAS. *Z.C* zuführender Kanal, intracellulär in einer Porocyte gelegen, *sc.bl* Skleroblast, *nä.z* Nährzelle.

Eine Neubildung von Bindezellen durch Auswanderung aus dem Körperepithel konnte an der bereits erwähnten basalen Grube festgestellt werden. Hier erscheinen die Epithelzellen dicht gedrängt (Fig. 290) und in unverkennbarer Beziehung zu anstossenden Gruppen von Bindezellen, die überhaupt in der Umgebung in grösserer Menge sich anhäufen. Zellen mit mehreren Kernen kommen vor; mitotische Figuren sind jedoch nicht, wie sonst auch nirgends in den Epithelien und im Füllgewebe, wahrzunehmen. Die dauernde (?) Erhaltung eines Bildungsherdes des Protopleroms bekundet einen primitiven Zustand von *Sycon*, der vielleicht auch anderen Spongien zukommt.

Gonade.

Die Gonade ist diffus entwickelt (siehe im allg. Teil, Organologie). Ueberall in der Gallerte finden sich vereinzelt Urgenitalzellen als rundliche Elemente von verschiedener Form, die an Grösse die Bindezellen übertreffen und sich von ihnen ausserdem durch lappige, kürzere Fortsätze und vor allem durch den grösseren hellen Kern mit grossem Nucleolus leicht unterscheiden. Sie besitzen die Fähigkeit amöboider Lokomotion. Indessen schwankt die Form der Fortsätze und es lassen sich auch ziemlich lange, spitze gelegentlich nachweisen. Das Sarc ist von dichter Beschaffenheit und enthält feine Granulationen reichlich eingelagert, während die anderen, bei Deckzellen erwähnten, Körnchen ganz vermisst werden. Zu den Bindezellen stehen die Urgenitalzellen, wie es scheint, in keiner genetischen Beziehung. Nach MAAS repräsentieren sie primitive larvale Elemente, die sich zeitig von den spezifischen Gewebszellen unterscheiden lassen und allein zur Bildung der Oo- und Spermogonien Verwendung finden.

Eizellen und Furchungsstadien. Der Nachweis, dass sich die Eizellen aus den erwähnten Urgenitalzellen entwickeln, ist leicht zu führen. Während der Fortpflanzungsperiode findet man in

den weiblichen Tieren alle Uebergänge zwischen beiderlei Elementen; die Eizellen sind grösser, zeigen aber im übrigen den gleichen Bau und die gleiche rundliche Form, auch dieselben meist lappigen Fortsätze, aus deren Anwesenheit auf ihr Lokomotionsvermögen zu schliessen ist. Die Eizellen wachsen zu beträchtlicher Grösse heran, vor allem nimmt auch ihr Kern und der Nucleolus an Grösse zu, während das Mitom nur sehr zart entwickelt ist und in einer hellen dichten Granulation, die den Kern erfüllt, leicht übersehen werden kann. In die erste Wachstumsperiode fällt ein bemerkenswertes Verhalten der jungen Eizellen oder Oogonien (Ureier). Man trifft die jungen Oogonien in reichlicher Zahl in Umgebung der Kammerostien an. Sie erscheinen zum Teil in das Lumen der abführenden Kanäle, unter Durchbrechung des Epithels derselben, eingesenkt und es sitzen dem eingesenkten, rund und glatt begrenzten Teile ein oder zwei, vielleicht auch mehr, winzige kuglige Körper an, die einen kleinen homogenen Kern enthalten. Auch in dem eingesenkten Teil ist ein Kern vorhanden, der den Kernen der Bindezellen völlig gleicht. In dem Hauptteil der Oogonie, der in der Gallerte liegt, befindet sich der eigentliche Eizellkern. Weiter ist zu erwähnen, dass den Oogonien oft Bindezellen von gedrungener Form unmittelbar anliegen; gelegentlich sind auch Verschmelzungen nachweisbar. Die Bilder dürften in dem Sinne zu erklären sein, dass die Oogonien an den betreffenden Stellen durch Verschmelzung mit Bindezellen (Wachstumszellen?) heranwachsen. Vielleicht hat die teilweise Einsenkung in die abführenden Kanäle den Zweck, die degenerierenden Kerne der angegliederten Zellen auszustossen. Neue Untersuchungen sind erwünscht.

Die älteren Eizellen sind grösser und liegen den Geisselkammern derartig eng angeschmiegt, dass sie das Epithel derselben gegen innen vortreiben. Dabei verlassen sie jedoch die Gallerte nie (Schulze). In dieser Lage entbehren sie der Fortsätze und zeigen regelmässige ellipsoide Form. Sie machen hier die weitere Entwicklung durch und sind nun, nach Abschluss der Verschmelzungsvorgänge, als Muttereier zu bezeichnen. Im Kern, dessen grosser Nucleolus oft ein oder ein paar Vakuolen zeigt, tritt das Mitom deutlicher hervor, während die Granulationen schwinden. Nach Abschluss des Wachstums erfolgt die Bildung zweier Richtungszellen und noch vor Abschluss der Reifung dringt in das Ei das Spermion ein (Befruchtung). Beide letztere Vorgänge wurden von Maas beobachtet. Es entstehen die Vorkerne, eine Furchungsspindel tritt auf, daran schliesst sich die Furchung an, die zur Bildung der Larve (Amphiblastula) führt. Während die Eier frei in der Gallerte liegen, entwickelt sich um die Furchungsstadien ein Follikel, indem Bindezellen sich zu einer geschlossenen Kapsel zusammenfügen. Die wimpernde Amphiblastula durchbricht den Follikel und zugleich das anliegende Enteroderm, gelangt derart in das abführende Kanalsystem und durch das Osculum nach aussen.

Samenbildung. Bei den seltenen männlichen Tieren teilen sich die Urgenitalzellen in zwei Zellen, deren eine (Samenzelle) durch fortgesetzte Teilung die Spermien liefert, während die andere follikelartig (Follikelzelle) die Spermogenne umgiebt (Polejaeff; siehe auch bei *Oscarella*).

Classe: Silicea.

Oscarella lobularis O. Schm.

Uebersicht.

Oscarella hat die Form einer flachen Kruste mit papillenförmigen Erhebungen (Kammerpapillen) auf der Oberfläche, die durch wechselnd geformte Gruben getrennt, aber durch Substanzbrücken mit einander verbunden werden. Die basale Fläche ist in ein System von Gewebsbalken aufgelöst, welche an einzelnen Punkten der Unterlage aufruhen; ausserdem haftet die Kruste im ganzen Umkreis fest. In der Jugend findet sich eine geschlossene Basalfläche, die einen flachen Sammelraum (Fig. 233) begrenzt. Später wird dieser von den Gewebsbalken durchsetzt und derart in ein System weiter Lakunen, die direkt an die Unterlage stossen, aufgelöst. Die Balken gehören zur centralen Zone; über dieser liegt die Kammerzone, die entsprechend den Papillen sich in Regionen gliedert, welche von den zuführenden Kanälen umgrenzt werden (siehe unten). Eine geschlossene dermale Zone fehlt wie bei *Sycon* vollständig. Die Kammerzone wird von einer oder mehreren Sammelgängen durchbrochen, die sich in niedrige Schornsteine auf der Kruste (Osculärröhren) fortsetzen und auf deren Gipfel ausmünden.

Jede der meist dreieckig begrenzten oder spaltförmigen Gruben zwischen den Kammerpapillen und Substanzbrücken (Fig. 294) führt in einen senkrecht absteigenden, gelegentlich sich teilenden, spaltförmigen, zuführenden Kanal, der sich durch kurze Seitenzweige (Prosoden) mit den kugligen Geisselkammern in Verbindung setzt. Jeder Region entspricht ein System von Kammern, als dessen Achse ein abführender Kanal erscheint, von denen also auf jede Papille einer kommt. Dermalporen sind nicht scharf ausgeprägt, da die Grenze zwischen den interpapillären Gruben und zuführenden Kanälen undeutlich ist. Jede Kammer hat meist nur eine Prosopyle; die in den Papillen gelegenen stehen durch den Prosodus direkt mit der Aussenwelt in Verbindung. Mit den abführenden Kanälen verbinden sie sich durch einen kurzen Ostialkanal (Aphodus). Jene Kammern, die dem Sammelraum unmittelbar benachbart liegen, münden zum Teil direkt, ohne Vermittlung der abführenden Kanäle, in ihn ein. Ostialkanäle kommen fast ausschliesslich in der Einzahl vor; die Apopyle liegt gewöhnlich der etwas engeren Prosopyle direkt gegenüber.

Das ektodermale Epithel, welches als Epiderm die ganze Oberfläche, als Kanalepithel das zu- und abführende Kanalsystem, sowie die Lakunen des Sammelraumes auskleidet, ist bewimpert. In den Geisselkammern findet sich das Enteroderm. Das Mesoderm bildet ein ziemlich weiches Grundgewebe, das aller Skeletelemente entbehrt. In dem centralen Balkenwerk entwickeln sich im Sommer die befruchteten Eizellen.

Ektodermales Epithel. Epiderm und Kanalepithel bestehen aus flachen Zellen von geringer Grösse, die sich, wie es scheint, immer scharf gegen das unterliegende Grundgewebe abgrenzen. Sie tragen sämtlich eine lange mittelständige Geissel (Schulze) und zeigen, leicht wahrnehmbar, polygonale Umrisse. Der kleine, wenig abgeplattete

Kern wölbt den mittleren Zellbereich vor; er enthält einen deutlichen Nucleolus. Das Sarc erscheint gekörnt.

Enteroderm. Die Kragenzellen gleichen im wesentlichen denen von *Sycon*, sind nur, wie bei allen Silicea, kleiner. Der basale, den Kern bergende Abschnitt, ist körnchenreich, der distale dagegen, welchem der zarte Kragen und die lange Geissel aufsitzen, von hellerer Beschaffenheit. Die Geisselwurzel wurde von Heider bis zum Kern verfolgt, wo sie in dichtem Sarc enden soll. Die Kragenzellen sind

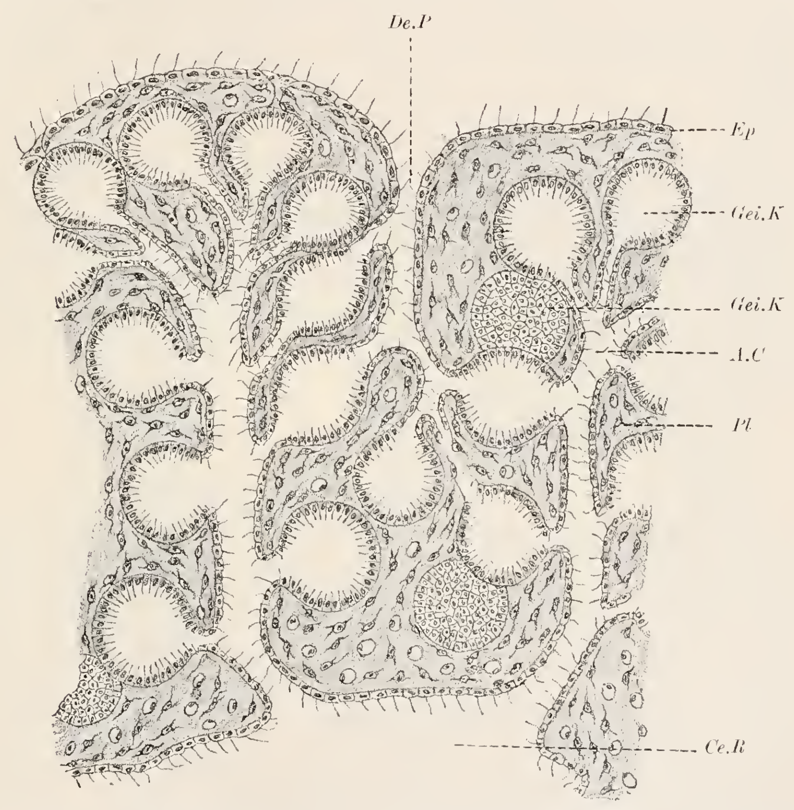


Fig. 294. *Oscarella lobularis*, Stück des Körpers, nach F. E. Schulze. *De.P* Dermalpore, *Gei.K* Geisselkammer, drei sind flächenhaft angeschnitten, *A.C* abführender Kanal, *Ce.R* Centralraum, *Pl* Plerom.

Sitz des Pigments der Tiere, das in Körnchen bald die ganze Zelle bis zum Kragen hinauf erfüllt, bald auch ganz fehlt (Schulze). Karminkörnchen werden von den lebenden Kragenzellen, nach Versuchen von Heider, aufgenommen; bei Milchfütterung treten (bei verschiedenen Silicea beobachtet) in ihnen Fetttropfen auf, die erst später, in geringerer Menge, auch den Mesodermzellen zukommen.

Mesoderm. Bindezellen sind reichlich vorhanden und von mannigfaltiger Form, bald vielfach und fein verästelt, bald rundlich begrenzt; nach Schulze vermögen sie sich amöboid zu bewegen. Das Sarc ist reich an eingelagerten Körnchen, der Kern rund, denen der Deckzellen gleich. In dem centralen Balkenwerke liegen die Zellen meist in der Balkenachse. Zwischen den Zellen findet sich eine weiche

Grundsubstanz, in der Bindefasern nicht zu unterscheiden sind, die sich aber mit der VAN GIESON-Methode zart rot färbt. Sie hat also bei *Oscarella*, im Gegensatz zu *Sycon*, den Charakter einer echten Bindesubstanz, und zeigt nur in der Achse der centralen Balken eine mehr hyaline enchymartige Beschaffenheit.

Genitalzellen. Nach SCHULZE unterscheiden sich die Urgenitalzellen von den Bindezellen so gut wie gar nicht. Sie sind kaum grösser, von glatter rundlicher Begrenzung und reich an Körnern. Die aus ihnen hervorgehenden Eizellen wachsen zu bedeutender Grösse heran und lagern viel Dotterkörner ab. Sie finden sich in den inneren Partien der Kammerzone und werden von Bindezellen follikelartig eingehüllt. Ueber die Befruchtung ist nichts bekannt. Die Embryonen liegen in den centralen Balken, die durch sie lokal aufgetrieben werden. Es finden sich alle Entwicklungsstadien bis zur hohlen bewimperten Blastula, die aus ihrem Follikel ausschlüpft und durch das Osculum nach aussen gelangt. — Die Spermazellen gehen aus den Urgenitalzellen durch vielfache Teilung hervor, wobei Zellhaufen (Spermogemmen) entstehen, die, wie die reifenden Eizellen, von einem Follikel umgeben werden. In den reifen Spermaballen liegen die Zellkörper peripher, die Schwänze einwärts gewendet. Die frei gewordenen Spermien haben einen länglichen Kopf und eine lange dünne Geissel, die seitlich am Köpfchen inseriert (SCHULZE).

Chondrosia reniformis NARDO, und andere Formen.

Uebersicht.

Schnitte durch die glatten schlüpfrigen Knollen zeigen eine stark entwickelte faserige und pigmentierte Dermalzone (Rinde, Cortex) von Lederkonsistenz über einer opaken speckig glänzenden Kammerzone (Pulpa) von viel weicherer Beschaffenheit. Indessen dringen von der Dermalzone Züge fasrigen Gewebes in Begleitung des Kanalsystems (Randzonen der Kanäle) in die Kammerzone ein, die dadurch an Festigkeit gewinnt. Die Peripherie wird von zahlreichen, oft geschlossenen, engen Dermalporen durchsetzt, von denen feine Dermalkanälchen senkrecht absteigen zu weiteren parallel zur Oberfläche verlaufenden, sternförmig sich vereinigenden, Kanälen (Dermalräumen), aus denen erst die zuführenden Kanäle entspringen. Diese durchsetzen senkrecht die Dermalzone und verzweigen sich an der Grenze zur Kammerzone; ihre Aeste lösen sich im weiteren Verlaufe in dieser immer mehr auf und münden mit feinen Prosoden in die birnförmigen Geisselkammern. Aus diesen führen die Aphoden in die Zweige abführender Kanäle; diese vereinigen sich zu einem grossen Sammelgang und münden durch das weite, aber verschliessbare, Osculum auf einer schornsteinartigen Oscularröhre aus. Gelegentlich sind bis zu drei und mehr Oscula vorhanden. Festgewachsen ist der Schwamm nur an einzelnen Stellen der Unterlage. Ein weiter Sammelraum fehlt.

Die ektodermalen Epithelien sind in den Kanälen ohne Schwierigkeit, wenigstens stellenweis, nachweisbar, dagegen an der Peripherie bis auf eine sehr zarte deckende Schicht derart tief in die Bindesubstanz eingesenkt, dass sie nur ausläuferartig mit ersterer Verbindung wahren. Eigenartig differenziert sind auch die Geissel-

kammern. Diese sind nur reichlich zur Hälfte von Kragenzellen ausgekleidet und zwar an jener (zuführenden) Seite, an der der Prosodus einmündet und welche halbkugelig geformt ist; die entgegengesetzte (abführende) Hälfte zeigt bereits flaches ektodermales Epithel und verengt sich konisch gegen das Ostium hin, so dass sich im allgemeinen Birnform der Kammer ergiebt. Das Bindegewebe ist in der mächtig entwickelten Dermalzone als typisches Fasergewebe, in der Kammerzone als weiches Grundgewebe, mit reichlicher Einlagerung von Körnern in die Grundsubstanz, entwickelt.

Mit *Chondrosia* stimmen im Bau im wesentlichen überein die Spongiden (Fig. 295) und Aplysiniden. *Aplysina aerophoba* zeigt

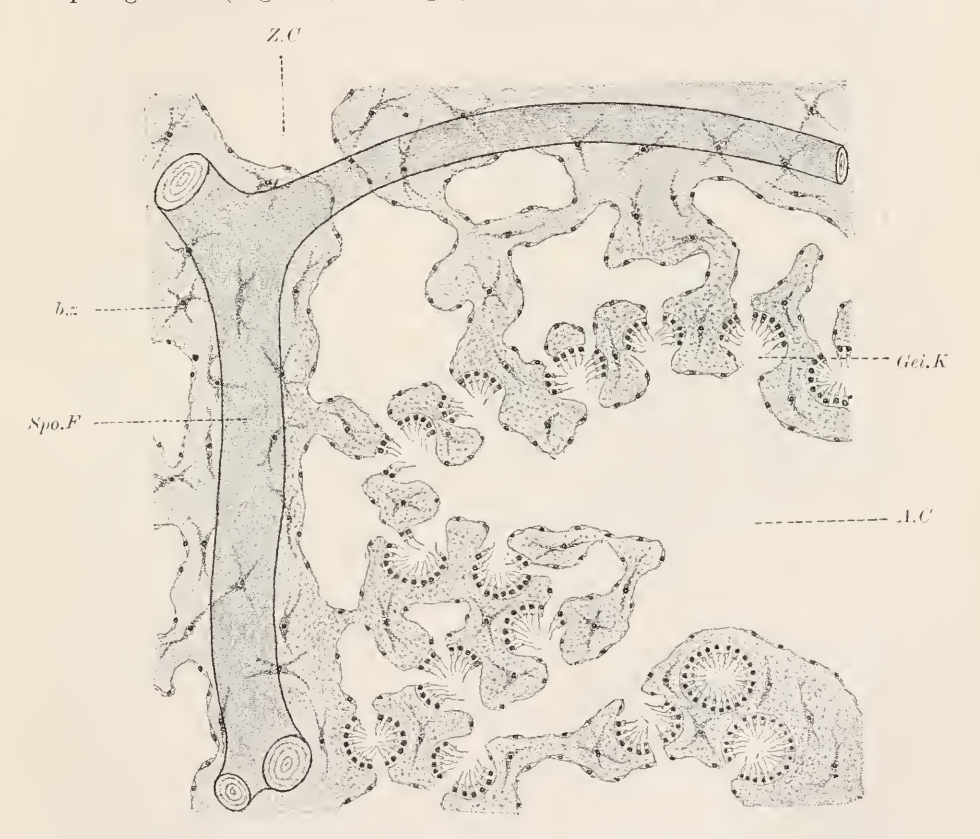


Fig. 295. *Cacospongia levis*, Kanalsystem, nach POLEJAEFF. *Z.C* zuführender, *A.C* abführender Kanal, *Gei.K* Geisselkammer, *Spo.F* Sponginfaser, *b.z* Bindezelle.

eine äusserst regelmässige Ausbildung des Kanalsystems, die als typisch baumförmige bezeichnet werden kann. Die an den feinen Dermalporen entspringenden Dermalkanälchen sammeln sich zu starken zuführenden Kanälen, die in der Kammerzone sich allmählich aufzweigen und je einen feinen Prosodus an eine der sehr kleinen birnförmigen Kammern senden. Die Aphoden sammeln sich wiederum zu starken abführenden Kanälen, welche in die langen Sammelgänge einmünden. Jeder Sammelgang verläuft in der Achse einer der schönen hohen Säulen, welche sich von der krustenartigen Basis

des Schwammes erheben, und münden an deren distalem Ende in einer Vertiefung aus. Das Osculum ist umgeben von einer sphincterartigen Haut, die, gleich nicht seltenen diaphragmaartigen Einengungen der Kanäle, kontraktiler Natur ist. Auch die Dermalporen und Kammeröffnungen sind verschliessbar; in allen Fällen handelt es sich um die Kontraktion langgestreckter, faserartiger Zellen, die nur eine Modifikation der Bindezellen darstellen. Bemerkenswert für die Aplysiniden und Spongiden (aber auch für die weiter unten zu erwähnenden Formen) ist die enge Gruppierung der Dermalporen auf sogenannten Siebplatten, die zwischen gitterartig angeordneten vorspringenden Leisten liegen. Die Leisten eines bestimmten Porenfeldes laufen zusammen in den Conuli, welche als kleine kegelartige Erhebungen über die ganze Schwammoberfläche verteilt sind und den peripheren Enden von Sponginfasern entsprechen. Die Sponginfasern sind bei *Aplysina* sehr regelmässig im Bindegewebe angeordnet. Sie bilden parallel zur Oberfläche gestellte, koncentrische Gitter, die unter einander durch radiale Fasern zusammenhängen und radiale Endfasern zur Peripherie in die Conuli senden; die Centralzone bleibt frei von ihnen. Bei den Spongiden ist nur zu unterscheiden zwischen starken radial zur Oberfläche stehenden Hauptfasern und schwächeren Verbindungsfasern derselben. In den Spongidenfasern, die sich auch histologisch von denen der *Aplysina* unterscheiden, sind Fremdkörper in axialer Lagerung vorhanden, allerdings meist nur in geringer Zahl. Wie bei *Chondrosia* ist die Grundsubstanz der Kammerzone von Körnern erfüllt.

Von den Spongiden und Aplysiniden unterscheiden sich die gleichfalls zu den Hornschwämmen gehörigen Aplysilliden (Hexaceratina: *Aplysilla sulphurea*) und die Spongeliden (*Spongelia elegans*) in mancher Beziehung auffällig. Die Grundsubstanz der Kammerlage ist völlig frei von körnigen Einlagerungen. Die auch auf Siebplatten gelegenen Dermalporen führen direkt in lakunenartige Dermalräume, von welchen weite zuführende Kanäle ausgehen, deren Endverzweigungen verschieden gestaltete lakunäre Räume zwischen den grossen sackförmigen Kammern bilden und mit diesen durch eine grosse Zahl von Prosopylen verbunden sind. Die einzelnen zuführenden Systeme stehen bei *Spongelia* (Schulze) durch Anastomosen unter einander in Zusammenhang. Die in der Einzahl an jeder Kammer vorhandenen Apopylen münden direkt in die weiten abführenden Kanäle, und sind in auffallender Weise radial zu diesen gestellt. Die abführenden Kanäle scheinen nicht mit benachbarten zu anastomosieren; sie münden in Sammelgänge und diese durch verschliessbare Oscula nach aussen. Sponginfasern kommen beiden Gruppen zu; *Spongelia* ist ausgezeichnet durch überaus reiche Einlagerung von Fremdkörpern in den Fasern; ferner ist sie charakterisiert durch die regelmässig zu konstatierende Anwesenheit symbiotisch lebender Algenfäden, welche die Gallerte nach allen Richtungen hin durchziehen. An den Geisselkammern sind zuführende und abführende Regionen nicht unterscheidbar.

Ektodermales Epithel. Gewöhnlich ist ein flaches Epithel nachweisbar, das aus polygonal umgrenzten Zellen mit einer mittleren, den Kern enthaltenden, Vorwölbung besteht. Sehr oft scheint jedoch ein Epithel ganz zu fehlen; es lässt sich dann nachweisen, dass die Deckzellen bis auf einen dünnen deckenden Teil in die Bindesubstanz eingesenkt sind, ähnlich, wie es bei *Sycon* beschrieben wurde. Es gilt

dies ausser für *Chondrosia* auch für die übrigen kurz besprochenen Formen, ist aber gerade bei ersterer, soweit es das Epiderm anbetrifft, besonders schön zu beobachten. Die von SCHULZE beschriebene Limitans externa des Schwammkörpers ist keine metamorphosierte Epithelschichte, wie SCHULZE für möglich erachtet, sondern besteht aus dreierlei Elementen. Man unterscheidet vor allem eine dichte Grundsubstanz, die hier vermutlich noch zäher als im übrigen Gewebe ist; in dieser ferner die umbiegenden Bindefasern (siehe bei Mesoderm) und ausserdem zarte Plasmastränge, besonders deutlich bei Eisenhämatoxylinfärbung, die von darunter gelegenen, scheinbar zum Bindegewebe gehörigen, Zellen zur Oberfläche hin verlaufen. Ob die Ausläufer aussen zu einer zusammenhängenden, wenn auch äusserst dünnen Plasmadecke verfliessen, ist nicht sicher zu unterscheiden, aber wahrscheinlich. Es sind die erwähnten Zellen als Deckzellen aufzufassen, die eine ähnliche Form und Lage zeigen, wie es bei Plattwürmern und Hirudineen nicht selten der Fall ist.

Sehr deutlich lässt sich die Verlagerung der Epidermzellen in die Tiefe bei *Aplysilla sulphurea* (Fig. 296) nachweisen. Hier trifft man in der dünnen Dermalzone, dicht unter der Oberfläche, ein oft sehr deutlich ausgesprochenes einschichtiges Lager plumper Zellen, welche einen Fortsatz zur Oberfläche senden, wo eine äusserst dünne Plasmadecke durch Eisenhämatoxylinbehandlung sicher nachweisbar ist. Man geht wohl nicht fehl, wenn man aus diesem Befunde auch auf ein gleiches Verhalten bei *Chondrosia* schliesst. Die Zellen sind oft geschrumpft und liegen dann in Lücken der Bindesubstanz.

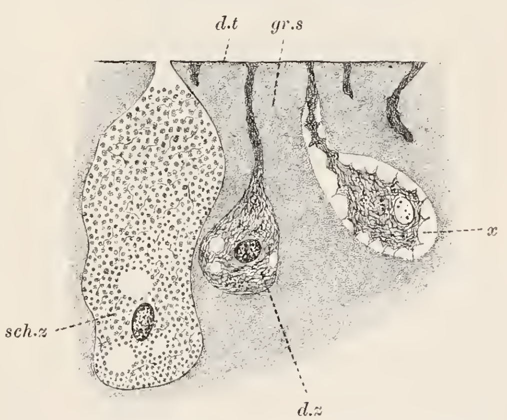


Fig. 296. *Aplysilla sulphurea*, Stück der Dermalzone. *d.z* Deckzelle, *d.t* deckender Teil derselben, *sch.z* Schleimzelle, *gr.s* Grundsubstanz, *x* durch Schrumpfung entstandene Lücken.

Aplysilla ist ferner von Interesse durch den Besitz von Drüsenzellen. Die von SCHULZE als Wanderzellen gedeuteten Elemente, deren Form- und Ortsveränderung am lebenden Objekte beobachtet wurde, entleeren in die Kanäle oder direkt nach aussen einen mit Hämatoxylin sich blau färbenden Schleim und sind daher als Schleimzellen zu bezeichnen. Lebend zeigen sie ein von gelben Körnern durchsetztes Sarc. Am konservierten Materiale sind keine Fortsätze erkennbar; die Form der Zellen schwankt beträchtlich, nicht selten sind sie kolbenförmig, mit einem breiten Fortsatze, der zur Oberfläche oder zum Lumen der zuführenden Kanäle hinführt. Ob immer ein ausführender Fortsatz vorkommt, bleibt vor der Hand fraglich. Das Sarc ist von intensiv blau sich färbenden gleichgrossen Körnchen oft völlig erfüllt; ein Gerüst ist nur undeutlich zu erkennen. Manche Zellen sind weniger reich an Körnchen und man gewahrt dann ein schaumiges Sarc mit dem in mittlerer Lage eingebetteten Kerne.

Schleimzellen kommen auch anderen Spongien zu. Sie sind schön bei *Aplysina* (Toluoidinfärbung) zu beobachten, wo die runden hellen Zellkörper einen feinen Ausführungsgang je nach der Lage entweder zur Oberfläche, oder zu den zuführenden Kanälen oder zum Sammelgang hinsenden. Die Sekretkörner sind in verschiedener Menge in der Zelle und im Ausführgang sichtbar. Verquillt das Sekret, so entsteht eine unregelmässige schaumige Struktur; helle Vakuolen sind von blauen, verschieden dicken, homogenen Wandschichten umgeben. Die Bilder gleichen den von höheren Metazoen bekannten (siehe z. B. Turbellarien).

Enteroderm. Die Nährzellen zeigen gegenüber denen von *Oscarella* nichts besonderes.

Mesoderm. Die Dermalzone von *Chondrosia* besteht, mit Einschluss der Randzonen an den zu- und abführenden Kanälen in der Kammerzone, aus dichtem, sehr festem Fasergewebe. Man unterscheidet typische Bindefibrillen, die sich mit der van Gieson-Färbung intensiv röten. Sie sind zu Bündeln (Fig. 297) zusammengefügt, deren Verlauf in den verschiedenen Tiefen der Dermalzone wechselt. Innen, in unmittelbarer Nähe der Kammerzone verlaufen die Bündel in der Hauptsache parallel zur Oberfläche, sich rechtwinklig durchkreuzend. In der mittleren Region kommen neben parallel zur Oberfläche ziehenden Bündeln schräg aufsteigende, sich unter stumpfen oder spitzen Winkeln durchkreuzende, vor. Nahe der Oberfläche sind die Bündel dünner und die Durchflechtung ist eine innigere; sie sind ferner nach allen Richtungen orientiert. Unmittelbar an der Oberfläche verlaufen sie sämtlich parallel zu derselben und biegen in einander um.



Fig. 297. *Chondrosia reniformis*, Stück aus der Dermalzone. *b.z* Bindezelle, *b.f* Bindefibrillen quer und längs, *gru.su* Grundsubstanz, *pg.z* Pigmentzelle.

Die Fibrillen sind in den Bündeln deutlich durch eine, wenn auch spärliche, hellere und homogene Grundsubstanz mit einander verkittet. Die Fibrillen selbst sind dünn und von unbestimmbarer Länge; eine Struktur kann an ihnen nicht wahrgenommen werden. Schulze findet sie zu Fasern verkittet, aus denen erst wieder die Bündel sich zusammensetzen sollen. Eine solche dichtere Vereinigung einzelner Fibrillen kommt vor allem in den Randzonen der Kanäle in der Kammerzone vor, ist aber nicht die Regel und ergiebt sich aus dem Fibrillenaustausche der einzelnen Bündel unter einander, der überall leicht beobachtet werden kann. Im allgemeinen kann nicht wohl von Fasern geredet werden.

Wenn auch der formalen Ausbildung nach das Fasergewebe von *Chondrosia* an das der Vertebraten erinnert, so konnte doch Schulze zeigen, dass die Fibrillen nicht leimgebender Natur sind und sich in Schwefelsäure lösen. Sie verhalten sich ferner nicht unbedingt ablehnend gegen Eisenhämatoxylin und färben sich intensiv mit Tolnoidin.

Zwischen den Fibrillenbündeln der Bindesubstanz liegen die

Bindezellen. Sie sind der Umgebung angepasst, spindelig ausgezogen, mit feinkörnigem, oft fast homogen erscheinendem, Sarc und mit rundem, hellem Kerne, der einen deutlichen Nucleolus enthält. Ihre oft schwer zu verfolgenden, jedenfalls kurzen, Ausläufer erstrecken sich nach verschiedenen Richtungen. Neben ihnen finden sich Pigmentzellen, die häufig voluminös, von rundlicher Form und mit braunen Pigmentkörnern verschiedener Grösse ganz erfüllt, jedoch durch alle Uebergänge in Form und Pigmentgehalt mit den Bindezellen verbunden sind. Die pigmentführenden Zellen sind besonders reich nahe der Oberfläche vorhanden. Das Pigment macht eigentümliche degenerative Veränderungen durch, die zur Bildung der von Schulze beobachteten stark lichtbrechenden knolligen Gebilde führen; letztere sind wohl als Reservestoffe aufzufassen.

Das weit schwächer entwickelte Bindegewebe der Kammerzone unterscheidet sich auffällig von dem der Dermalzone und Kanalrandzonen. Die Zellen sind dichter gehäuft, die Grundsubstanz reichlicher vorhanden und vielfach direkt enchymartig; sie enthält neben spärlichen Fibrillenbündeln, die überall und in mannigfacher Verflechtung vorliegen, eine Menge Körner, welche die Kammerschicht opak machen. Die ziemlich groben ovalen Körner schwärzen sich intensiv mit Eisenhämatoxylin; Toluoidin lässt sie ungefärbt. Sie sind alle ungefähr gleichgross und liegen, wie Isolationspräparate lehren (Schulze), frei in der Grundsubstanz (siehe jedoch bei *Aplysina* weiter unten). Uebrigens kommen sie auch den Zellen zu, von denen sie abgeleitet werden müssen; hier scheint ihre Grösse weit variabler. Ihre Bedeutung ist fraglich; vielleicht stellen sie Trophochondren vor. Neben den gewöhnlichen Zellen fehlen auch pigmentierte nicht, sind indessen weit seltener als in der Dermalzone.

Ein ausgezeichnetes Objekt für das Studium des Schwammbindegewebes stellt auch die Gattung *Spongelia* dar. Die Bindesubstanz ist sowohl in der schmalen Dermal-, wie auch in der Kammerzone frei von körnigen Einlagerungen, die dagegen bei den Spongiden und Aplysiniden massenhaft in der Kammerzone vorkommen; ausserdem zeigt sie eine nur undeutlich faserige Struktur, so dass die Bindezellen, welche sich durch beträchtliche Grösse auszeichnen, gut untersucht werden können. Es liegen Zellen der mannigfaltigsten Form vor, deren Ausläufer unter einander in Verbindung stehen. Sehr häufig sind lange spindelige Zellen (Fig. 298) von Faserform; sie kommen be-



Fig. 298. *Euspongia officinalis*, kontraktile Faserzelle. Nach F. E. Schulze.

sonders in der äussersten Region der Dermalzone und in den Wandungen der grösseren Kanäle vor. In Rücksicht auf ihre Verteilung in Platten oder Zügen, ihre auffallende Gestalt und Beziehung zu den verschliessbaren Poren und Diaphragmen der Kanäle bezeichnet man sie als kontraktile Faserzellen und fasst sie als Vorläufer echter glattfaseriger Muskelzellen auf. Strukturell zeigen sie longitudinal verlaufende Fibrillen, zwischen denen sich indessen dieselben Granulationen allerorts verteilen, wie in den typischen Bindezellen; es kann also nicht scharf unterschieden werden zwischen kontraktiler Substanz und

einem Sarcrest. Dies primitive Verhalten ist bestimmend für ihre Unterscheidung von echten Muskelzellen, wie sie z. B. den Ctenophoren zukommen. Bemerkt sei ferner der völlige Mangel von Nervenzellen, der für alle Spongien charakteristisch ist und neben dem Mangel echter Muskelfasern die niedrige histologische Ausbildung der Schwämme erweist. Die bis jetzt gemachten Angaben über Nerven- und Sinneszellen bei Spongien erscheinen nicht genügend sicher gestellt.

Bei *Aplysina aerophoba* erkennt man in der enchymartigen Grundsubstanz der Kammerzone zweierlei Zellen (Fig. 299), deren eine Art als Bindezellen, deren andere als Lymphzellen aufzufassen sind. Von den ersteren leiten sich die massenhaft angehäuften, sich leicht schwärzenden, Körner ab, die nicht frei in der Grundsubstanz, sondern in Ausläufern der Zellen liegen (siehe dagegen *Chondrosia*). Die Ausläufer sind allerdings mehr aus der Art der Anordnung der Körner zu erschliessen, als direkt wahrzunehmen; aber die Anordnung ist, wie die Figur zeigt, eine so charakteristische, dass die Auflösung des Sarcs in zahlreiche Ausläufer angenommen werden muss. Die Lymphzellen sind von geringer Grösse, rund begrenzt und enthalten im Umkreis eines kleinen mittelständigen Kernes helle Körner.



Fig. 299. *Aplysina aërophoba*, Stück aus Kammerzone, zur Demonstrierung der körnerhaltigen Fortsätze der Bindezellen (*b.z*), *l.z* Lymphzelle.

Sponginfasern. Die Sponginfasern der Ceratina bestehen aus zweierlei Substanz: aus dem Spongin, das sich mit den verschiedensten Farbstoffen intensiv färbt, und aus einer hellen, hyalinen Substanz, die sich nicht färbt. Wir wollen letztere als spezifische Marksubstanz bezeichnen, da sie nur in der Achse der Fasern, hier allerdings in verschiedener Mächtigkeit, vorkommt. Markreiche Fasern besitzt *Aplysina*, markarme finden sich dagegen bei den Spongiden (*Euspongia*, *Cacospongia*). Die *Aplysina*fasern geben am besten über die feinere Struktur dieser Elemente Aufschluss. Aussen liegt eine mässig dicke, konzentrisch geschichtete Rinde aus Sponginlamellen, innen das viel mächtigere Mark, das von feinen Maschen durchsetzt ist. Die Maschen bilden Wandungen von länglich ausgezogenen Waben, die auf dem Querschnitt axial undeutlich radial angeordnet sind, gegen aussen hin aber immer stärker abgeplattet erscheinen und derart unmerklich in die Rinde selbst übergehen. Die Rinde besteht somit aus dicht gedrängten flächenhaften Lagen derselben Substanz, welche das lockere Gerüst des Markes bildet. Die Sponginlamellen erscheinen durchaus homogen, nicht fibrillärer Struktur (Schulze). Färberisch zeigen sich zwischen dem Markgerüst und der innersten Rindenschicht keine Unterschiede. Bei Toluoidin- und Eisenhämatoxylinbehandlung ist auch die Rinde selbst gleichmässig grün gefärbt oder geschwärzt; dagegen tingiert van Gieson-Färbung das Wabenwerk und die innere Rindenschicht rot, eine Aussenschicht aber gelb.

Die Fasern der Spongiden enthalten nur axial geringe Spuren von Marksubstanz, die dort, wo sie gelegentlich mächtiger entwickelt

ist, von einem unregelmässigen Maschenwerk feiner Sponginlamellen durchsetzt wird. Die sehr dicke Rinde, die manchmal überhaupt die ganze Faser aufbaut, ist deutlich geschichtet und zeigt das gleiche färberische Verhalten wie die der *Aplysina*fasern. Nur ganz aussen ist an ausgebildeten Fasern eine glänzende, homogene, bei Eisenhämatoxylinfärbung hellgelbe, Schicht (Aussenschicht) zu unterscheiden, die bei *Aplysina* ganz fehlt. Gelegentlich findet sich an dicken Fasern eine solche Schicht auch in die geschwärzte Rinde eingelagert; dies Verhalten entspricht einer Neuauflagerung von Spongin auf eine bereits fertiggestellte Faser. Die Aussenschicht ist peripher unregelmässig begrenzt, oft von länglichen Buckeln dicht übersäet.

Die Schichtung der Sponginrinde dürfte auf der Einschaltung geringer Mengen von Marksubstanz zwischen die Sponginlamellen beruhen. Bei den Fasern von *Cacospongia cavernosa* gelang es übrigens, eine eigentümliche Struktur mit starken Vergrösserungen nachzuweisen. Die Fasern sind von einem lockeren Systeme sehr feiner heller Kanälchen, die unter einander anastomosieren und auf der Oberfläche ausmünden, durchsetzt. Sie stehen mit den spärlich entwickelten Räumen von Marksubstanz in Zusammenhang und dürften deshalb selbst von dieser gebildet werden. Ihre Ausmündung nach aussen macht wahrscheinlich, dass die Marksubstanz nichts anderes als das hyaline Enchym, das in der Kammerzone vorkommt, ist. Dadurch wird aber auch verständlich, wie beim Wachsen der Faser auch das Mark an Volumen zunimmt, nicht allein die Rindenschicht (Schulze).

Die **Bildung von Sponginfasern** erfolgt durch Bindezellen, die sich im Umkreis der entstehenden Faser dicht anhäufen und ein epithelartiges Lager (Fig. 300) bilden. Ihre Form ist dabei eine mannigfaltige; sie ähnelt oft der von echten Epithelzellen, in andern Fällen ist nur jener, die Faser berührende, Teil regelmässiger gestaltet, vom eigentlichen Zellkörper aber strahlen die bekannten Fortsätze aus. Nach Abschluss des Bildungsprozesses trennen sich die Zellen wieder von der Faser und nehmen die ursprüngliche Form an. Man studiert die Faserbildung am besten an dünnen Fasern oder an distalen freien Enden. Das Spongin ist als eine spezifische Bindesubstanz aufzufassen, die von den Bindezellen ausgeschieden wird; von echter Hornsubstanz, mit der es oft

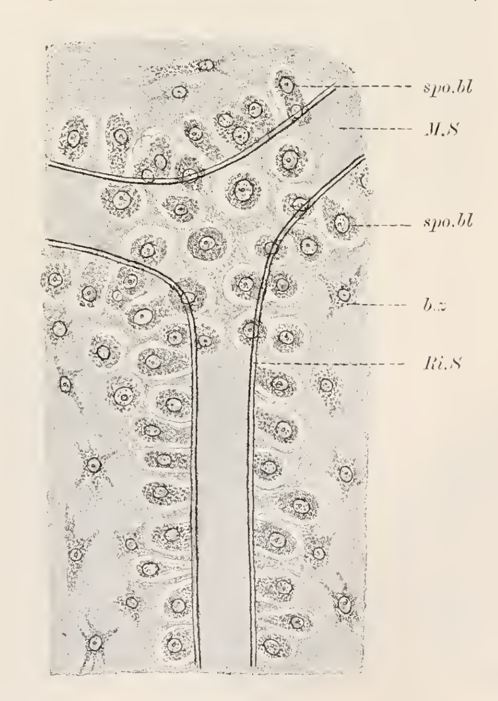
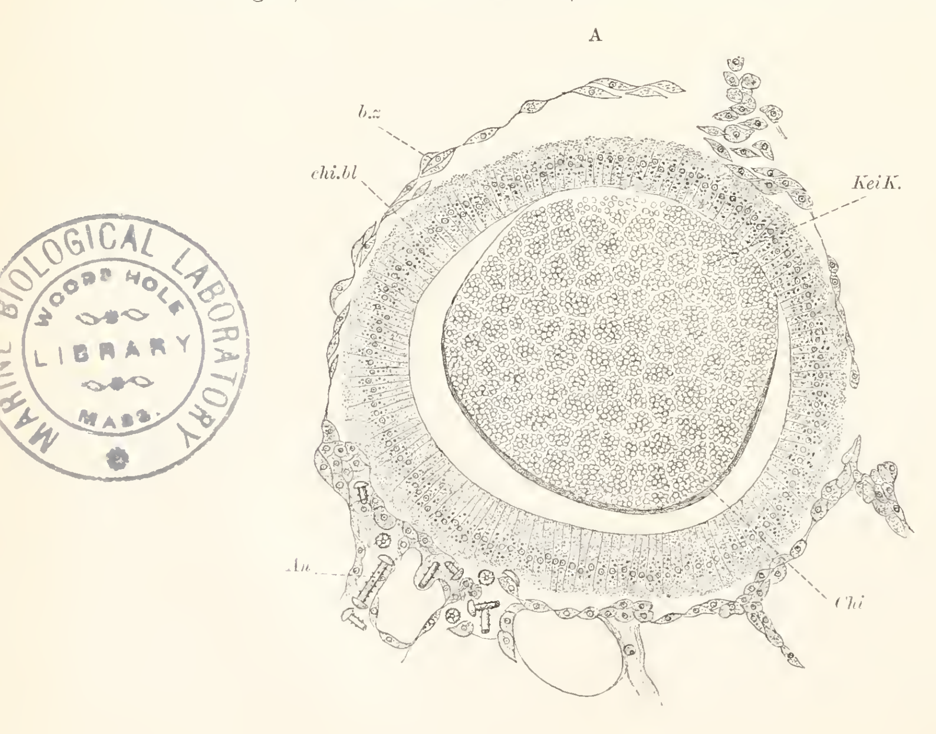


Fig 300. *Euspongia officinalis*, Bildung einer Sponginfaser, nach F. E. Schulze. *M.S* Marksubstanz, *Ri.S* Rindensubstanz der Sponginfaser, *spo.bl* Bildner der Sponginfaser, *b.z* Bindezelle.

verglichen wird, ist es charakteristisch verschieden. Wie die markhaltige Achse entsteht, und die so vielfach in ihr vorkommenden Fremdkörper in dieselbe eingelagert werden, ist noch nicht genügend aufgeklärt.

Gemmulabildung von *Ephydatia blembingia*.

Die Süsswasserspongien sind durch eine ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise ausgezeichnet, welche man als Gemmulabildung bezeichnet. Bei der Schilderung derselben sei die Arbeit von Evans über *Ephydatia blembingia* vor allem berücksichtigt. Im Bindegewebe dieses Schwammes finden sich, wie allgemein, amöboid bewegliche Zellen (Amöbocyten), die sich bei Beginn der Gemmulabildung lokal ansammeln (Fig. 301) und im Innern Dotterkörner entwickeln, die nach und nach die ganze Zelle erfüllen. Zugleich gewinnt der Kern, der erst granuliert erscheint, bläschenförmigen Charakter und zeigt einen grossen Nucleolus. Der Zellhaufen wird zum Keimkörper der fertigen Gemmula. Um ihn herum sammeln sich andere Wanderzellen des Schwammes an, die keinen Dotter entwickeln, aber cylindrische Form annehmen und sich allmählich zu einer epithelartigen Schicht im Umkreis des Keimkörpers anordnen. Auf der einen Seite, welche den späteren Porus der Gemmula bezeichnet, erhält sich lange eine unregelmässige Anordnung. Die Cylinderzellen scheiden eine chitinige Hülle um den Keimkörper ab. Während Bildung derselben treten weitere Arten von Zellen auf, von denen die einen (Trophocyten) zwischen den Cylinderzellen hindurch in den Keimkörper eindringen, während die andern, bevor sie an die Gemmula heran-



treten, je ein Kalkspiculum von charakteristischer Form, einen Amphidisk, entwickeln (Amphidiskzellen). Die Trophocyten sind grosse Wanderzellen mit feiner Körnelung im Umkreis des Kerns. Sie sollen flüssige Nährstoffe an die Keimkörperzellen abgeben, was zur Vermehrung der Dotterkörner führt, darauf aber wieder aus dem Keimkörper auswandern. Dabei durchdringen sie die Cylinderzellschicht in der Porenregion, wo die Chitinhülle noch nicht abgesondert ist. Die Amphidiskzellen sind gleichfalls wanderfähig. Sie scheiden im Innern einen Kalkstab ab, an dem später ein Besatz kurzer Dornen und an beiden Enden kleine Scheiben von konvex-konkaver Form auftreten. Mit diesen Amphidisken im Innern wandern sie zwischen die Cylinderzellen ein und lagern sich hier derart, dass die Amphidisken radial zum Keimkörper, ausserhalb der Chitinhülle, gestellt sind. Der Zellkörper degeneriert nach Abschluss der Amphidiskenbildung.

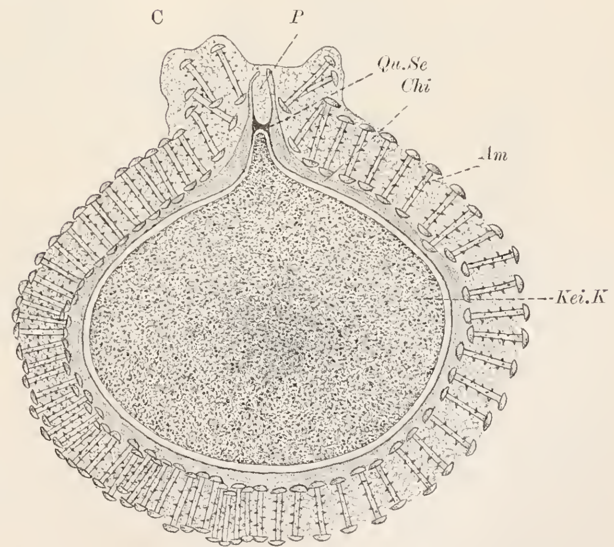


Fig. 301. Gemmulae von *Ephidatia blembingia*, nach Evans, drei verschiedene Entwicklungsstadien. *Kei.K* Keimkörper, *Chi* Chitinhülle (innere), *Am* Amphidisc, *P* Porus, *Que.S* Querseptum des Porus, *chi.bl* Chitinoblasten, *sc.bl* Skleroblast, *b.z* Bindezelle.

Die Cylinderzellen wachsen bei Ausbildung der Amphidiskenschicht gegen aussen hervor, wobei auch der Kern jenseits der Amphidisken zu liegen kommt. Die noch zwischen letzteren gelegenen Zellabschnitte verfliessen unter einander zu einem lockeren spongiösen Gewebe, welches dauernd die Amphidisken verbindet, sich dagegen von den ausserhalb gelegenen Zellabschnitten, die ihre Cylinderform wahren,

ablöst. Die Cylinderzellen scheiden nun noch eine zweite, aber dünnere und minder feste Chitinschicht im Umkreis der Amphidisken ab und trennen sich dann ganz von der Gemmula ab. Diese ist bis auf den Porus fertig gestellt. Letzterer kommt an jene Stelle zu liegen, wo die Bildung der umhüllenden Schichten zuletzt ihren Abschluss findet. Er stellt eine Lücke in der inneren Chitinlamelle vor, die röhrenartig in die Amphidiskenschicht vorspringt und offen endet. Doch findet sich innerhalb der Röhre ein dünnes Querseptum, welches bei der Auswanderung und Entwicklung des Keimkörpers gesprengt wird.

Die fertige Gemmula hat abgerundete Form und ist an der Seite, wo der Porus liegt, leicht abgeflacht und am Porus selbst eingetieft. Sie besteht aus dem inneren Keimkörper und der äusseren dreischichtigen Hülle. An letzterer sind zu unterscheiden: die innere dicke Chitinlamelle, die Schicht der Amphidisken und die äussere Chitinlamelle. Der Porus ist eine Unterbrechung der Hülle. Die Gemmula kommt in eine Höhle des Schwammgewebes zu liegen und gelangt bei dem Zerfall des Schwammes ins Wasser. Im Frühjahr schlüpft der Keimkörper durch den Porus nach aussen und entwickelt sich in noch nicht genau bekannter Weise zu einem jungen Schwamme.

II. Ctenophora.

Cydippe hormiphora Gegenb. und *Beroë ovata* Eschsch.

Uebersicht.

Zur Orientierung über den Bau der Ctenophoren empfehlen sich Querschnitte durch *Cydippe hormiphora* (Fig. 302) in der Höhe der Tentakelwurzeln. Vom Verdauungsrohr ist hier der ektodermale Schlund getroffen, sowie die vom apicalwärts gelegenen enterodermalen Trichter ausgehenden, gleichfalls enterodermalen, Schlund-, Tentakel- und Rippenröhren (gewöhnlich Gefässe genannt). Der Schnitt ist, abgesehen von der unvermeidlichen Schrumpfung des weichen Gewebes, von kreisrunder Form. In regelmässigen Abständen springen die acht Flimmerrippen breit vor, als verschieden hohe Streifen, je nachdem ein Rippenpolster oder ein Verbindungsstreifen getroffen ist. Nach ihrem inneren Baue erweist sich *Cydippe* zweistrahlig radialsymmetrisch. Der in der Mitte gelegene Schlund ist in der einen Richtung (Sagittalebene) breit, in der senkrecht darauf stehenden schmal (Lateralebene). Lateral liegen ihm die Schlundröhren an und wieder dicht an diese grenzen die paarigen Tentakelröhren und der Tentakelapparat. Somit lässt sich der Querschnitt durch die Sagittal- und Lateralebene in vier Teilstücke zerlegen, deren je zwei benachbarte spiegelbildlich, zwei gegenüberliegende vollkommen gleich sind.

Die Peripherie wird vom einschichtigen Epiderm überkleidet, das zwischen den Rippen (Flächenepiderm) und an den Verbindungsstreifen im Bereiche letzterer niedrig, an den Rippenpolstern dagegen stark erhöht ist. Jedes Polster trägt ein quergestelltes, von verklebten, sehr langen Wimpern gebildetes Ruderplättchen, das in geknickter, gegen den Mund gewendeter, Haltung, vorspringt. Zum Epiderm gehört auch der Tentakelapparat. Er

entspringt jederseits in der Tentakeltasche, deren Durchmesser schwankt, je nachdem sie nahe der in Trichterhöhe gelegenen Ausmündung oder oralwärts nahe dem blinden Ende getroffen ist. Sie hat auf dem Querschnitt etwa die Form eines Halbkreises, dessen Bogen sich



Fig. 302. *Cydippe hormiphora*, quer. *Pl* Ruderplättchen, *Po* Polster derselben, *Ep* Flächenepiderm, *schl* Schlund, *schl.g* Schlundgefäss(-röhre), *t.g* Tentakelgefäss (*Te.Ge* doppelter Anschnitt desselben), *Ri.Ge* Rippengefäss, *Ho* Hoden, *Ov* Ovarium, *Te* Tentakel, *B.h* Bildungsherde des Tentakels (Tentakelwurzel), *m f* Pleromuskelfasern.

lateralwärts wendet und vom flachen einförmig gebauten Taschenepithel gebildet wird, während die schlundwärts gewendete abgestutzte Fläche als Tentakelwurzel komplizierte Form und Struktur aufweist. Da hier die beiden Tentakelröhren bruchsackartig in die Tentakeltasche vorgeschoben sind, erscheint auch die Tentakelwurzel längs zweier breiter Streifen in die Tasche hinein vorgebogen (Bildungsherde des Tentakelepithels); die Seiten der Tentakelwurzel, welche von niedrigem Taschenepithel gebildet werden, und der mittlere, zwischen den Röhren befindliche, Streifen liegen im gleichen Niveau. Letzterer ist als Bildungsherd der Tentakelachse am mächtigsten entwickelt und läuft apicalwärts direkt aus in den Tentakel, an dessen Bildung sich jedoch auch die Epithelherde beteiligen, und der aus der Taschenmündung frei nach aussen hervorhängt und beim Schwimmen

nachgeschleppt wird. Man trifft an Schnitten meist den ganzen, stark kontrahierten Tentakel in die Tentakeltasche zurückgezogen an.

Zum Schlund ist im einzelnen zu bemerken, dass er nahe dem Munde völlig einem Spalt gleicht, gegen den Trichter hin jedoch sich in der Mitte erweitert und hier die vier Filamentwülste zeigt, welche oralwärts breit im hohen drüsigen Epithele verstreichen. Sie stellen fadenartig ausgezogene Wucherungen des Epithels vor und werden vom Bindegewebe gestützt. Zwischen den zwei Wülsten jeder Seite liegt ein niedriger Mittelstreifen, der, vor allem seitlich unmittelbar neben den Wülsten, der Drüsenzellen entbehrt.

Den Mittelstreifen liegen aussen die Schlundröhren eng an. Sie begleiten den Schlund in ganzer Länge und sind an jeder sagittal gelegenen Fläche wulstartig, indessen ohne Beteiligung des Bindegewebes, verdickt. Ihre äussere (laterale) Fläche, die der Tentakelwurzel benachbart ist, zeigt eine subepithelial gelegene einfache Schicht von longitudinalen Muskelfasern. Die Tentakelröhren grenzen nur medialwärts an die Gallerte, mit den übrigen Flächen dicht an die Tentakelwurzeln. Ihr Epithel ist, soweit es die Wurzel berührt, verdickt. Die acht Rippenröhren verlaufen in ganzer Länge unter den Rippen, mit flacher äusserer Fläche diesen ziemlich eng anliegend, während die innere konvex gekrümmte Fläche die Gallerte berührt. Die erstere ist durch Einlagerung der langgestreckten strangartigen Gonaden jederseits stark verdickt. Die Gonaden sind sowohl als Ovarien, als auch als Hoden ausgebildet und verteilen sich derart, dass auf jedes Rippengefäss ein Ovarium und ein Hoden kommen und die einander zugewendeten Gonaden zweier Röhren immer gleichen Geschlechts sind. Beide Gonaden einer Röhre werden durch einen schmalen enterodermalen Mittelstreifen getrennt.

Das Füllgewebe (Protoplerom) besteht aus Enchymgewebe und eingelagerten Muskelzellen. Es ist überaus mächtig entwickelt, schrumpft aber bei der Konservierung stark zusammen. Da es bei *Cydippe* arm an zelligen Elementen ist, so ist zum Studium des Füllgewebes, doch auch aller anderen Teile, mit Ausnahme des hier fehlenden Tentakelapparates, *Beroë* anzuempfehlen. Als derbere bindige Bildung findet sich nur eine Grenzlamelle unter dem Epiderm, die am kräftigsten unter den Rippen entwickelt ist.

Epiderm.

1. Flächenepiderm.

Bei der speziellen Besprechung sei das Epiderm von *Beroë ovata* genauer berücksichtigt. Es ist ein niedriges, kubisches Epithel, das indessen an den Rippen bedeutende Mächtigkeit gewinnt. Das zwischen den Rippen gelegene Flächenepiderm zeigt am lebenden Tiere eine charakteristische Felderung (Fig. 303, R. Hertwig). Man unterscheidet ein relativ weites Maschennetz als Ausdruck des basiepithelial gelegenen Nervenplexus (Nervennetz), von einem weit enger maschigen, das von Reihen oberflächlich aufgelagerter Körnchen gebildet wird (Körnernetz). Die unregelmässig geordneten Körner verteilen sich in der Umgebung der im Leben hell und glänzend erscheinenden Drüsenzellen, deren Zahl nach Hertwig der der Deckzellen fast gleichkommt und die regelmässig verteilt sind. An Schnitten

finden sich vier Arten von Zellen: Deckzellen, die eigentümlicherweise drüsig ausgebildet sind, zwei Arten echter Drüsenzellen, Sinneszellen und Nervenzellen.

Drüsige Deckzellen. Die drüsigen Deckzellen zeigen ein wechselndes Aussehen (Fig. 304), das sich aus verschiedenem physiologischem Zustande erklärt. Wir dürfen folgende Zustände unterscheiden. Zu Beginn der Sekretion ist die Zelle verhältnismässig schlank, oft sogar sehr schmal; der Kern liegt im basalen Abschnitt und ist in der Längsachse der Zelle gestreckt. Durch Absonderung der Sekretkörner schwillt die Zelle zunächst distal kolbenförmig, dann auch basal an und erreicht beträchtlichen Umfang. Ihr distaler Bereich wölbt sich kuppenförmig über das Epithel vor. Der Kern ist jetzt der basalen Zellfläche in mittelständiger Lage als flach-ovaler Körper angepresst. Nun erfolgt die Entleerung, die, wie es scheint, eine lang-

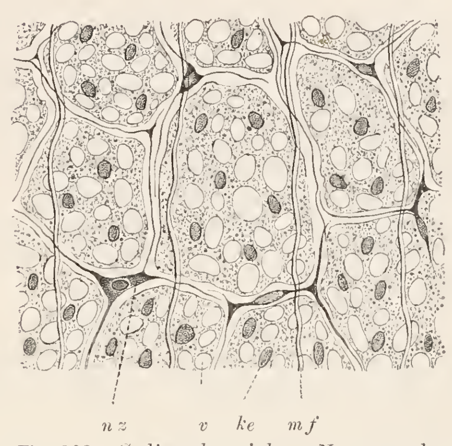


Fig. 303. *Cydippe hormiphora,* Nervenplexus des Epiderms und subepitheliale Muskelfasern Nach R. Hertwig. *n.z* Nervenzelle, *m.f* Muskelfaser, *ke* Kern, *v* Vakuole.

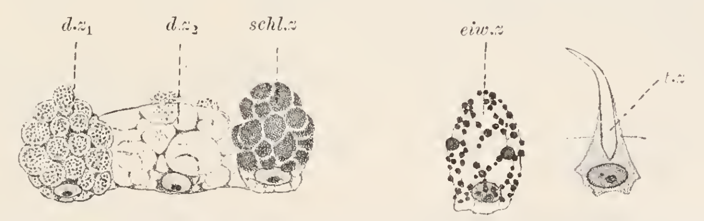


Fig. 304. *Beroë ovata,* Zellen des Flächenepiderms. *d.z*$_1$ drüsige Deckzelle, *d.z*$_2$ desgl., nach Entleerung des Sekretes, *schl.z* Schleimzelle, *eiw.z* Eiweisszelle, *t.z* Tastzelle.

same, successive ist. Die Zelle behält noch ihren Umfang, der Kern rundet sich ab. Durch den seitlichen Druck benachbarter anschwellender Zellen dürfte wieder die Ausgangsform erreicht werden. Oft bleiben kleine Körnchen in den weiten Alveolen zurück.

An den secernierenden Zellen sind die seitlichen Umrisse leicht wahrzunehmen. Schwieriger fällt die Abgrenzung nach der Sekretion. Dann erscheinen so beschaffene Epithelstücke als zusammenhängende Protoplasmamassen mit eingelagerten Vacuolen und Kernen. Nach R. Hertwig sind die Grenzen sichtbar zu machen, indem man Silberschwärzung anwendet. Man muss vorher, um Niederschläge im Seewasser zu vermeiden, das Gewebe kurze Zeit in dünne Osmiumsäure einlegen und darauf mit destilliertem Wasser auswaschen. Die Zellen zeigen dann, von der Fäche gesehen, unregelmässige verschieden weite polygonale Umrisse.

Im Sarc ist zu unterscheiden ein mit feinen Körnchen beladenes Gerüst von den hellen grossen Sekretkörnern. Die Körnchen des Gerüsts werden durch allerlei Farbstoffe, vor allem aber durch Eisenhämatoxylin, gefärbt; die Sekretballen sind nur empfänglich für Orange. Je nach der Sekretionsphase ist das Gerüst ein dichteres oder lockeres und bildet im letzteren Falle weite Alveolen, in denen die Sekretballen liegen. Diese sind zunächst klein, schwellen aber beträchtlich an, wobei sie von einem hellen Saume umgeben werden, und zeigen selbst wieder granuläre Struktur. Die ganze Zelle wird von ihnen erfüllt, nur in der Nähe des Kernes erhält sich eine geringe Quantität von unverändertem Sarc. Die Ausstossung ist oft zu sehen: die Sekretballen haften leicht am Epithel und bilden die oben erwähnten Körnernetze; Verquellung der Körner wurde nie beobachtet.

Die Kerne sind von wechselnder Form, bald länglich gestreckt, bald flach gedrückt oder auch kuglig. Sie färben sich schwach und zeigen einen deutlichen Nucleolus.

Schleimzellen. Die Schleimzellen unterscheiden sich von den Deckzellen auch im Stadium der Sekretreife durch schlankere Form und intensive Färbbarkeit mit Hämatoxylin und Toluoidin. Die verschiedenen Sekretionsphasen sind an ihnen leicht zu beobachten. Die Zelle ist zunächst von schlanker, distal leicht geschwellter. Form und zeigt über dem Kerne, der im schmalen basalen Abschnitte liegt, ein zartmaschiges Gerüst mit heller Zwischensubstanz. In dieser werden kleine Körner sichtbar, die sich zuerst wenig färben, dann aber unter zunehmendem Wachstum intensive Färbbarkeit gewinnen. Die Zelle schwillt beträchtlich an und wölbt sich weit vor; die Körner sind nun dicht an einander gepresst. Sie verquellen leicht und es entstehen dann grosse Ballen, an denen eine dunkle Randschicht vom hellen Inhalte leicht zu unterscheiden ist. Oft verfliessen sie zu weiten Blasen unter einander. Der dunkle Saum zerfällt in kleine Körnchen, die besonders gut an geborstenen vorgequollenen Blasen erkannt werden. Oder man sieht in der Zelle statt der Blasen körnige Stränge, die auch ausserhalb an günstigen Stellen anhaften. — Der Kern zeigt keine Besonderheiten.

Eiweisszellen. In geringer Zahl kommen schlankere Drüsenzellen vor, deren Sekretkörner bei intensivem Glanze sich lebhaft rot mit Säurefuchsin und Saffranin, mit Toluoidin bläulichrot, färben. Die Entstehung der Körner in Gerüstmaschen als zuerst winzige, nur schwach färbbare Gebilde, die an Grösse zunehmen, ist leicht festzustellen. Verquellungen der Körner wurden nicht beobachtet.

Die Bedeutung dieser, bis jetzt nicht unterschiedenen, Drüsenzellen ist unbekannt.

Tastzellen. Einzeln verstreut finden sich Zellen mit einer oder mehreren starren Borsten, welche als Taststifte aufzufassen sind. Die Borsten stellen dünne Kegel dar, die einseitig gekrümmt sind; sie senken sich tief in das Sarc ein und enden hier unter rascher, gleichfalls kegelförmiger Verjüngung. Sind mehrere Borsten vorhanden, so konvergieren die verjüngten basalen Enden gegen einen tiefer gelegenen Punkt im Sarc (Hertwig). Das Sarc erhebt sich in Umgebung der Borste zu einer dünnen Scheide, die allmählich undeutlich wird. Der Zellkörper ist kurz, cylindrisch und enthält einen grossen Kern; Fortsätze wurden nicht beobachtet.

Nervenzellen. An der Existenz von Nervenzellen im Epiderm

ist nach den Befunden R. HERTWIG's und BETHE's nicht zu zweifeln. Die Nervenzellen liegen basiepithelial. Sie besitzen in der Umgebung des Kerns nur einen kleinen Zellkörper, von dem 2, 3 oder 4 Ausläufer ausstrahlen, die sich verästeln. Den Ausläufern entspricht die oben erwähnte, am lebenden Objekt bei Flächenbetrachtung wahrnehmbare grossmaschige Felderung (Nervennetz); sie wird anscheinend von regelmässig verlaufenden kanalartigen Lücken zwischen den basalen Teilen der Deckzellen gebildet. Manchmal verlaufen hier mehrere Nervenfasern neben einander. An Schnitten sind ab und zu in Lücken gelegene rundliche Zellen wahrnehmbar, die vielleicht Nervenzellen vorstellen. Das Nervennetz breitet sich über die ganze Oberfläche des Tieres und über den Schlund aus. Am Sinnespol erscheint es lokal verdichtet, worauf hier nicht eingegangen werden kann. Mit Methylenblau färbt sich das Nervennetz intra vitam (BETHE), mit Osmium-Essigsäuremaceration sind Isolationspräparate zu erhalten (R. HERTWIG).

2. Rippen.

Die Rippen sind besondere Differenzierungen des Epiderms. Sie bestehen aus Längsreihen quergestellter Epithelwülste (Rippenpolster, Fig. 305), die durch Strecken gewöhnlichen Epithels verbunden sind (Verbindungsstreifen). Jedes Polster trägt ein Ruderplättchen, das aus verklebten Wimpern von bedeutender Länge besteht. Die Polsterzellen sind gleichfalls sehr lange Elemente. Sie zeigen durchwegs gleiche Beschaffenheit; ihr basaler Abschnitt, welcher den ellipsoiden Kern enthält, ist dicker als der übrige Zellteil, der sich allmählich gegen das distale Ende hin verjüngt. Auf diese Weise ergiebt sich eine charakteristische Form der Polster; sie sitzen breit der Gallerte auf und laufen in eine schmale freie Kante aus. Da ferner die seitlich am Polster gestellten Zellen länger sind als die mittelständigen, erscheint die Kante nach Art einer Hohlkehle ausgetieft. Aus dieser Hohlkehle entspringt das Ruderplättchen. — Der Uebergang der Polsterzellen in die Zellen des benachbarten Epiderms ist ein schroffer. Das niedrige Epithel schiebt sich auf den schrägen Seitenflächen der Polster bis zur Kante aufwärts; dabei verschwindet der drüsige Charakter der Deckzellen, wie auch die echten Drüsenzellen ganz zurücktreten; die Polsterzellen selbst erscheinen als stark verlängerte wimpernde Deckzellen.

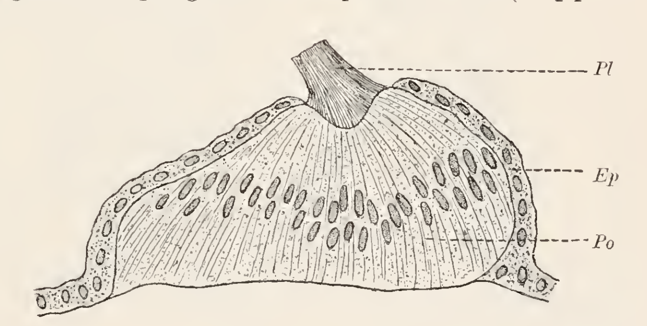


Fig. 305. *Beroë ovata*, Querschnitt durch ein Rippenpolster. *Po* Polster, *Ep* Flächenepiderm, *Pl* Ruderplättchen. Nach R. HERTWIG.

Die Polsterzellen (Fig. 306) zeigen manche Besonderheiten. Vereinzelt sind, besonders im basalen Abschnitt, durch Orange sich färbende feinkörnige Ballen wahrnehmbar; reich vorhanden sind ferner

die kleinen durch Eisenhämatoxylin intensiv färbbaren Körnchen (Desmochondren?) und verteilen sich über den ganzen Zellleib. Entsprechend einer nur schwer wahrnehmbaren Längsfaserung des sich nicht färbenden Gerüsts erscheinen sie in mehr oder weniger deutlichen Längsreihen angeordnet. Am distalen Zellrande, wo die Wimpern entspringen, ist ein komplizierter Wurzelapparat derselben vorhanden, der gut an Präparaten, die mit Saffranin und Orange oder mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, studiert werden kann. Das Ruderplättchen ist bei ersterer Tinktion intensiv gelb, die Polsterzellen sind rötlich gefärbt. Die Grenzlinie beider bildet ein scharfer roter Strich, der sich bei starken Vergrösserungen in dicht benachbarte Körner (äussere Körnerreihe) auflöst. Jedes Korn liegt an der Basis einer Wimper (Basalkorn). Dicht unter dem Grenzstrich folgt eine zweite, minder deutliche parallele Linie, die von kleineren Körnern gebildet wird (innere Körnerreihe). Ob je ein Basalkorn zusammen mit einem inneren Korn als Diplochonder zu deuten ist, bleibt fraglich. Zwischen beiden Reihen liegt ein heller Innensaum, unter der inneren Reihe wiederum ein 3—4 mal so breiter, gleichfalls heller, unterer Saum; beide sind deutlich längsfädig struiert und zwar entspricht jeder Faden einer Wimper. Schliesslich findet sich an der inneren Grenze des unteren Saumes noch eine untere Körnerreihe (SAMASSA); dann beginnt die bereits geschilderte, längsreihig-körnige Struktur des Sarcs. Jeder Längsreihe dürfte ein als Wimperwurzel zu deutender Sarcfaden zu Grunde liegen. Distal schliessen die Zellen nur in der äusseren Körnerreihe dicht zusammen, erscheinen entsprechend den Säumen aber durch schmale Intercellularlücken getrennt; auch weiter proximalwärts scheinen schmale Lücken vorhanden. Schlussleisten konnten nicht sicher unterschieden werden.

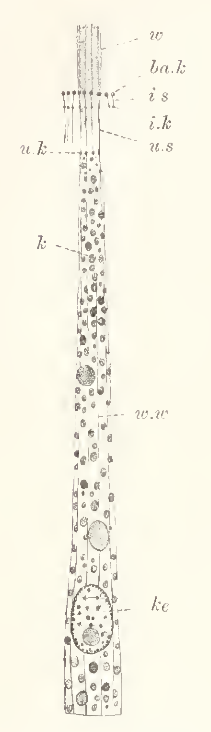


Fig. 306. *Beroë ovata*, Polsterzelle (von den Rippen). *w* Wimper, *w.w* Wimperwurzel, *ba.k* Basalkörner, *i.k* innere Körner, *u.k* untere Körner, *i.s* Innensaum, *u.s* unterer Saum, *ke* Kern, *k* Körner (Trophochondren?)

Die Wimpern sind in ihrer ganzen Länge von gleichmässiger Dicke. Sie verlaufen nicht sämtlich parallel, sondern durchflechten sich unter einander in gesetzmässiger, hier nicht genauer zu schildernder Weise.

Die Kerne sind entsprechend der bedeutenden Grösse der Zellen grösser als die der drüsigen Deckzellen. Meist ist ein grosser Nucleolus, dessen Färbbarkeit von der des Nucleoms abzuweichen scheint, vorhanden. Er liegt meist basalwärts, der Wand genähert.

3. Epithel des Tentakelapparates.

Zunächst ist es notwendig, die in der Uebersicht gegebene Schilderung des anatomischen Baues des Tentakelapparates zu vervoll-

ständigen, da bis jetzt völlig eingehende Darstellungen mangeln. Die Tentakelwurzel ist, von der Fläche gesehen, schildförmig. In der Mitte, vom aboralen zum oralen Ende, verläuft der kielartige, zwischen die Tentakelröhren eingeklemmte Wucherungsherd der Achse. Von ihm entspringt (Fig. 307) die Tentakelachse etwa in der Mitte des



Fig. 307. *Cydippe hormiphora*, Querschnitt durch eine Tentakelwurzel. *Ent* Enteroderm der Schlundröhre; die beiden Tentakelröhren sind nicht bezeichnet; *Te.Ta* Tentakeltasche, *S.Te* Achse eines Seitententakels, *Te* Achse des Tentakelstamms, *Gr.Ap* junge Greifapparate, *d.z* Deckzellen (blasiges Füllgewebe; besonders reichlich bei 2), $m.f_1$ angelegte Muskelfasern des Tentakels, $m.f_2$ subepitheliale Muskelfasern der Schlundröhre, *1* Bildungsherd der Greifapparate, *3* der Muskulatur, *4* des centralen Bindegewebes.

Verlaufes; gegen diese Ursprungsstelle hin schwillt er leicht kegelförmig von beiden Enden her an. Wir unterscheiden an ihm zwei seitliche dicke Streifen, die medialwärts, wo sie an die Gallerte grenzen, in einander umbiegen. Lateralwärts bleiben sie getrennt und ziehen sich in die zwei Muskelbündel aus, welche im Tentakel seitlich, jedes eine Hälfte der Achse bildend, verlaufen (Bildungsherd der Muskulatur, Muskelstreifen). Zwischen beiden Streifen eingeklemmt liegt der schmale Bildungsherd des Bindegewebes (Bindegewebsstreifen), welcher sich in den bindegewebigen Centralstrang des Tentakels fortsetzt und zugleich das gering entwickelte Bindegewebe liefert, das die Muskelfasern umscheidet. Oralwärts verstreicht der Bindegewebsstreifen zwischen den Muskelstreifen an der Wurzel vollständig; aboralwärts dagegen schwillt er an und die Muskelstreifen verstreichen seitlich von ihm, sowie mit ihrem unpaaren

mittleren Bereich auch unter ihm, längs der Gallerte, derart, dass er hier frei zwischen den Tentakelröhren endet.

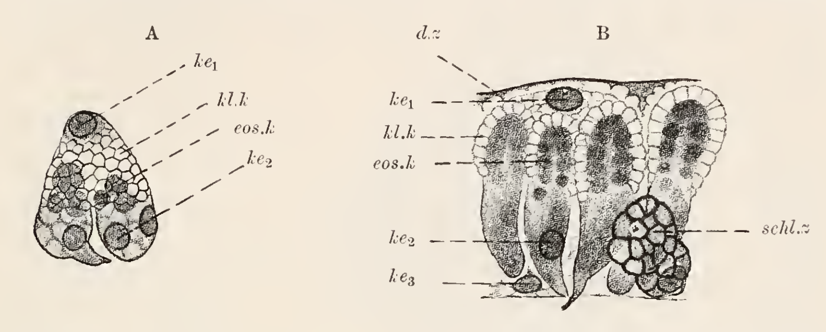
Nirgends treten die Wucherungsherde der Achse frei an die Oberfläche (*Samassa*). Von der aboralen, wie von der oralen, Seite her sind sie von blasigem Epithel, einer direkten Fortsetzung des Taschenepithels, überzogen. Besonders aboralwärts ist diese Begrenzung deutlich; oralwärts wird sie verstärkt durch das subepitheliale Wucherungsgewebe des Tentakelepithels, das von den Seiten her in der Mittellinie verfliesst. Gegen diese verschiedenartige Bedeckung setzt sich der Bildungsherd der Achse, wie diese selbst am Tentakel gegen das fertige Epithel, scharf ab. Obgleich der Herd sich auch vom Ektoderm der Larve ableitet, ist er doch ein durchaus selbständiges Gebilde, das wir wegen seiner Lage und auch wegen seiner histologischen Verwendung als eine lokale Füllgewebsbildung aufzufassen haben.

Die seitlichen Teile der Tentakelwurzel, welche den Tentakelröhren aufliegen, setzen sich aus einer epithelialen blasigen Decke, welche die direkte Fortsetzung des Epithels der Tentakeltasche ist, und aus subepithelialen Wucherungsherden des Tentakelepithels zusammen. Diese bis jetzt nicht genauer beschriebenen Differenzierungen verteilen sich folgendermassen. Seitlich aussen längs der ganzen Tentakelwurzel liegen die Wucherungsherde der Greifapparate (siehe über diese genaueres weiter unten), und zwar liefert die orale Hälfte die Greifapparate der Seitententakeln, die aborale Hälfte die des Tentakelstammes. Das wuchernde Gewebe greift oralwärts von den seitlichen Bildungsherden aus über die ganze Fläche der Tentakelwurzel hinweg, immer von der erwähnten dünnen epithelialen Decke überspannt, und geht auf den Tentakel und dessen Aeste über, wo bei völliger Reife der Greifapparate die epitheliale Decke durchbrochen wird. — Während oralwärts die Wucherungsherde der Greifapparate breit enden, verstreichen sie aboralwärts seitlich, und es schiebt sich zwischen sie und einen mittleren flachen Epithelstreifen, der den Wucherungsherd der Achse überdeckt, jederseits ein histologisch scharf sich unterscheidender Wucherungsstreifen (2 in Fig. 307), welche beide zusammen das drüsige Zwischengewebe des Tentakels, das zwischen die Greifapparate zu liegen kommt, liefern. Diese Streifen verstreichen oralwärts in der Höhe des Tentakelursprungs. Ihre histologische Struktur zeigt sie am nächsten dem Epithel der Tentakeltasche verwandt, in welches sie denn auch überall ohne scharfe Grenze übergehen.

Spezielle Beschreibung. Das Epithel der Tentakeltasche besteht aus niedrigen blasigen Zellen mit flachen Kernen; ab und zu liegt eine Schleimzelle zwischen den Deckzellen verstreut. Am Rand der Tentakelwurzel verdickt es sich leicht und die Kerne ordnen sich dichter. Der Uebergang erfolgt durch Sonderung einer oberflächlichen Decke stark gedehnten grossblasigen Gewebes, zwischen welches besonders in der Nähe des Uebergangs noch vereinzelte Schleimzellen eingeklemmt sind, von einem subepithelialen Wucherungsgewebe, in welches die Deckzellen von oben her leicht eingreifen, es aber nicht durchsetzen. Die subepithelialen Zellen sind zu einer dicken Schichte gehäuft, die an der Uebergangsstelle unter rascher Anschwellung des Epithels beginnt und in der sich die Zellen in quergestellten Reihen anordnen. Die Umrisse der einzelnen

Zellen sind nicht genau festzustellen; das Sarc färbt sich lebhaft, die runden, mit deutlichem Nucleolus ausgestatteten Kerne gleichfalls; fortdauernd finden hier direkte Zellteilungen statt.

Unweit von der Wucherungszone lösen sich die Zellreihen in Zellgruppen auf. Jede Gruppe leitet sich vermutlich von einer einzigen Zelle ab; man unterscheidet an ihr zunächst nur zwei, später mehrere, bis sieben Kerne. Der eine Kern (Fig. 308) liegt gesondert am einen



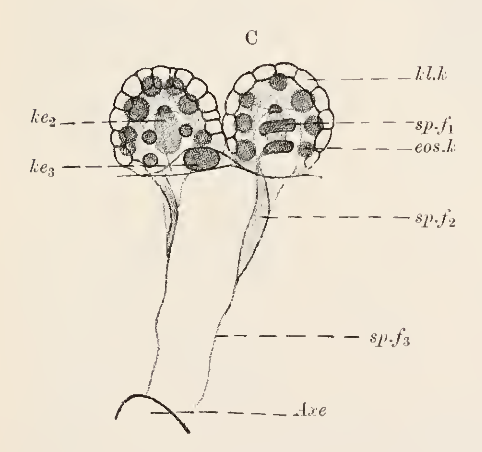


Fig. 308. *Beroë ovata*, Bildung der Greifapparate, A jüngstes, C reifes Stadium. ke_1 Kern der sechs Klebeschalen, ke_2 Kern einer Faserzelle, ke_3 Kern einer Füllzelle, welche die Lücken zwischen den Greifapparaten ausfüllen, *d.z* Deckzelle des Epithels, das abgestossen wird, *schl.z* Schleimzelle, *kl.k* Klebekörner, *eos.k* eosinophile Körner (Giftkörner?), $sp.f_1$, $_2$, $_3$ Spiralfaser ($_1$ innerhalb des Klebemantels, $_2$ unterhalb desselben, $_3$ dünner basaler Abschnitt der Faser, der sich an die Tentakelachse ansetzt).

Ende der Gruppe, umgeben von schön regelmässig wabigem Sarc, in dessen Waben glänzend gelbe Körner (Säurefuchsin-Orangefärbung) liegen, die zu den Klebkörnern der Greifapparate werden. Dieser Sarcteil samt Kern ist nicht scharf vom übrigen Sarc der Gruppe gesondert, umgreift dieses aber kappenförmig als Körnerzelle. Der andere Teil der Gruppe sondert sich nach und nach zu sechs Zellen, die Faserzellen zu nennen sind. Das Sarc derselben färbt sich dunkel und enthält rote runde Ballen, die sich unter dem Körnermantel in sechs Gruppen anordnen. Stets liegt die Körnerzelle peripheriewärts gewendet, die Faserzellen basalwärts. Diese Zellgruppen gelangen auf die Seitententakel und vollenden hier rasch ihre Entwicklung. Sie befinden sich nun in einschichtiger Anordnung zwischen der Achse und der dünnen oberflächlichen Decke, die als direkte Fortsetzung des Taschenepithels zu bezeichnen ist. Die 6 Faserzellen jeder Gruppe erscheinen völlig selbständig. Sie sind basalwärts bereits faserartig ausgezogen; dieses basale Ende verläuft in schwer zu ermittelnder, aber wahrscheinlich regelmässiger, Weise gekrümmt zu einem Fixationspunkte an der Grenzlamelle hin. Jede Zelle zeigt oben die roten Ballen regelmässig schalenförmig um einen schmalen

mittleren Streifen gelagert, der die direkte Fortsetzung des basalen Zellabschnittes ist; der Kern liegt in letzterem. Um die rote Schale schmiegt sich eng ein Mantel von Klebkörnern in einschichtiger Wabenlage. Alle 6 Wabenlagen verfliessen am peripheren Ende und umgeben hier den Kern der Körnerzelle, der gross und flacher geworden ist. Bei der völligen Differenzierung der Apparate verschwindet er ganz und von der Körnerzelle bleiben nur 6 völlig getrennte Körnermäntel übrig, die um die geschwellten Enden der Faserzellen in ungemein regelmässiger zierlicher Weise gelagert sind. Ein vorhergehender Zerfall des Kerns in 6 Teile, entsprechend den 6 Mänteln, konnte nicht sicher erkannt werden.

In den Faserzellen differenziert sich aus dem basalen Abschnitte, der sich nach und nach stark verlängert, sowie auch aus dem mittleren Streifen zwischen den Ballen, die Spiralfaser. Diese beginnt oben breit, von dünnen Fäden umstellt, die aus der umgebenden Schale dichteren Sarcs auf sie einstrahlen, und verläuft in $2^1/_2$ rechtsspiraligen engen Windungen an der Innenwand der Schale, welche die roten Ballen enthält. Am basalen Ende der Schale werden die Windungen viel flacher; die Faser verdünnt sich nach kurzem Verlaufe rasch und geht über in einen feinen Faden, der zur Tentakelachse verläuft und hier unter leichter Verbreiterung endet. Eine selbständige Fortsetzung des Fadens distalwärts neben der Spiralfaser (sog. Centralfaden) und Uebergang dieses Centralfadens in die Spiralfaser (Samassa), konnte nicht sicher bestätigt werden. Der Verbleib des Kernes war gleichfalls nicht sicher festzustellen, doch dürfte er dauernd distal in den Windungen der Spiralfaser eingeschlossen liegen (Samassa).

Klebmantel und Spiralfaserzelle stellen zusammen einen Greifapparat dar. Der peripher gelegene, wie eine Halbkugel vorspringende, Mantel vermittelt die Verklebung des Tentakels mit dem Beutetier, während die elastische Spiralfaser zwar den Zügen des letzteren nachgiebt und sich lockert, aber infolge ihrer Spannung das Tier immer wieder heranzieht, bis es gelähmt ist. Zu letzterem Zwecke dürften wohl die roten Ballen dienen, die unter dem Klebmantel liegen. Es sind vermutlich Sekretkörner von giftiger Beschaffenheit; wenigstens ist eine andere Deutung vor der Hand nicht zu geben. Die Klebekörner erinnern in ihrer Färbbarkeit an das Sekret der drüsigen Deckzellen des normalen Epidermis, so dass es nahe liegt, auch letzterem eine klebrige Beschaffenheit zuzuschreiben.

Die Greifapparate des Tentakelstammes sind kleiner als die der Seitententakeln; auch in ihrer Entwicklung zeigen sich geringe Unterschiede, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Zwischen den Greifapparaten, und zwar speziell an der Basis der Klebemäntel, findet sich ein lockeres Zwischengewebe, das aus flachen, eingeklemmten Deck-(Füll-)zellen, aus Schleimzellen und (nach R. Hertwig) auch, aus Tastzellen besteht. Dies Zwischengewebe leitet sich von den erwähnten, aboral an der Tentakelwurzel gelegenen, Bildungsherden ab, die sich in der Umgebung des Tentakelursprungs in ein lockeres blasiges Gewebe mit zahlreichen Schleimzellen, das die auf den Tentakel gelangenden Zellgruppen durchwuchert und isoliert, auflösen.

Ueber die Tentakelachse siehe weiteres bei Besprechung des Pleroms.

Enteroderm.

Das Enteroderm stellt ein sehr gleichförmiges Gewebe dar. Es besteht, wie es scheint, allein aus Nährzellen und vereinzelten Schleimzellen. Die formale Ausbildung sei von *Cydippe* hier nur kurz besprochen. Die Grösse der Nährzellen schwankt beträchtlich. So bildet das Enteroderm in den Rippenröhren (Fig. 302), soweit es dem Plerom anliegt, ein plattes Epithel, während es unter den Polstern stark verdickt ist und die Zellen hohe Cylinder vorstellen, die indessen durch die Einlagerung der Gonaden sekundär wieder abgeplattet werden. In den Schlundröhren ist jederseits eine starke Verdickung, entsprechend einer Längsfalte des Epithels vorhanden. An den Tentakelröhren ist das Enteroderm überall, wo es an die Wurzel des Tentakels grenzt, verdickt, im übrigen Bereiche sind die Zellen abgeplattet. Auch in den Trichterröhren sind seitliche Wülste nachweisbar.

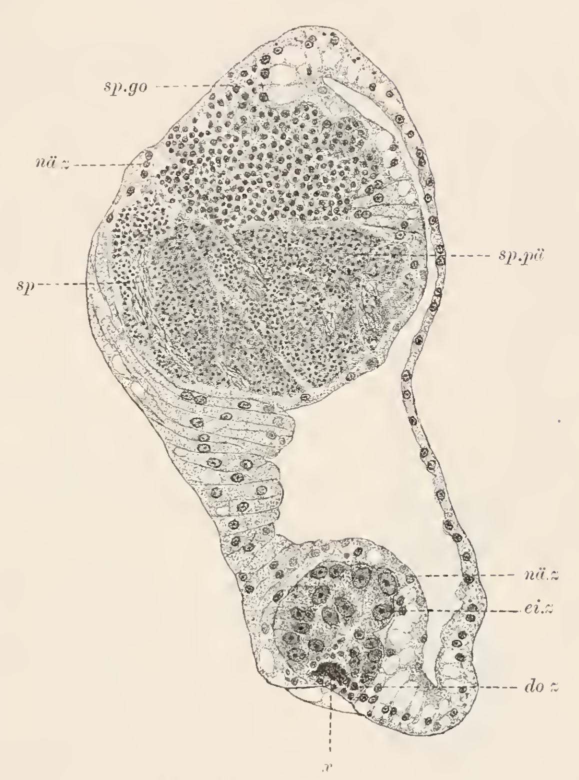


Fig. 309. *Beroë ovata*, Querschnitt durch eine Rippenröhre. *nä.z* Nährzellen, *sp.go* Spermogonien, *sp.pä* Spermopäden, *sp* Spermien, *ei.z* Eizellen, *do.z* Dotterzellen, *x* Schrumpfungslücke. Die Urgenitalzellen im lateralen Bereich des Epithels sind an der Hodenseite durch Punkte neben den Kernen der Nährzellen angedeutet.

An der lateralen Fläche der Schlundröhren findet sich eine subepithelial gelegene Lage von Längsmuskelfasern, zu denen eigene Kerne gehören und die jedenfalls vom Plerom abstammen. Besonders an jüngeren Tieren ist das Eindringen pleromaler Zellen zwischen Nährepithel und Grenzlamelle an den Schlundröhren leicht festzustellen; sie liegen vor allem reichlich unter den zwei Längswülsten, in deren gering entwickeltem inneren Spaltraume. Bei der überaus eintönigen Ausbildung des Enteroderms ist die Bildung von Muskelzellen seitens desselben höchst unwahrscheinlich.

Von *Beroë* sei hier nur das Enteroderm der Rippenröhren (Fig. 309) berücksichtigt. Die Rippenröhren geben auf ihrem Verlaufe eine Menge sich verästelnder Seitenröhren ab, deren Bau nichts besonderes zeigt.

Die äussere Wand der Rippenröhren, welche an die Polsterplatten angrenzt, enthält die Gonaden und wird von grossen hohen Zellen gebildet. Auch die Seitenflächen haben noch das gleiche hohe Epithel; erst an der Grenze zur inneren Röhrenwand plattet sich plötzlich das Epithel ab. Während an den Seitenflächen in basiepithelialer Lage die Urgenitalzellen liegen, ist die Innenfläche rein enterodermaler Natur.

Die Nährzellen tragen einen zarten Wimperbesatz und zeigen im feinkörnigen Sarc, besonders distalwärts, grosse, oft riesige Vakuolen. Feinkörnige, umfangreiche Ballen finden sich ab und zu, von einem lichten Saum umgeben. Sie färben sich, ebenso wie auch verstreut vorkommende Körnchen, mit Orange und sind als Trophochondren zu bezeichnen.

Die Verdauung ist eine intracelluläre (Metschnikoff). Das Sarc umfliesst durch Pseudopodienbildung die Reste der im Schlund halbverdauten Beute und nimmt die Nährsubstanzen (Fette, Eiweissstoffe etc.) in sich auf. Die Zellgrenzen sind während dieser Periode in den distalen Zellbezirken verwischt; nach der Nährstoffaufnahme nehmen die Zellen wieder die normale Form an.

Die Kerne liegen stets zu zweit, und zwar in enger Benachbarung, in einer Zelle. Sie färben sich hell und sind mit einem grossen Nucleolus ausgestattet. Ihre Grösse wechselt je nach der Lage beträchtlich. Mässig gross im abgeplatteten Teile des Epithels nehmen sie bedeutend im Bereich der Gonaden an Umfang zu.

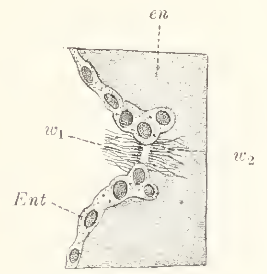


Fig. 310. *Beroë ovata*, Porus einer Schlundröhre (Wimperrosette), nach R. Hertwig. *Ent* Enteroderm, w_1 innerer, w_2 äusserer Wimperkranz, *en* Enchym.

An der platten Wand, vor allem der Rippenröhren, finden sich vereinzelt enge, von etwas grösseren, rundlichen Zellen umstellte Oeffnungen (Fig. 310). Das Epithel erscheint gegen die Gallerte hin umgeschlagen und begrenzt die Oeffnung mit zwei Reihen übereinander gelegener Zellen. Jede Zellreihe trägt einen Kranz kräftiger Wimpern (Wimperrosette); der eine Kranz wendet sich nach aussen in die Gallerte, der andere in das Lumen des Gefässes. Der erstere schlägt, wie am lebenden Tiere zu beobachten ist, langsamer als der gegen innen gewendete (Chun). Eine besondere Beschaffenheit zeichnet die Mündungszellen nicht vor den anderen Enterodermzellen aus. Die Bedeutung des Organs scheint allein eine rein mechanische zu sein, indem sie den Abstrom von Lymphe in das Plerom fördert.

Protopleron.

1. Füllgewebe des Körpers.

Speziell sei das Körperplerom von *Beroë* betrachtet. Es besteht, wie bei allen Ctenophoren, aus Enchymgewebe mit eingelagerten Muskelzellen. Sowohl gegen Epi- und Stomoderm, wie auch gegen das Enteroderm hin, ist es überall scharf abgegrenzt. Eine Auswanderung von Epithelzellen in das Plerom ist nirgends sicher festgestellt;

dagegen lagern sich sehr wahrscheinlich Muskelzellen vielfach den Epithelien aufs innigste an (siehe auch bei Gonade), was aus theoretischen Gründen (siehe bei Architektonik) wenigstens unbedingt für die subepithelialen Fasern am Enteron angenommen werden muss. Untersuchungen an jungen Tieren wären in dieser Hinsicht erwünscht. Im Speziellen zeigt das Plerom Muskelzellen, Bindezellen, Lymphzellen und Enchym nebst Grundsubstanz. Die Muskelfasern sind isoliert im Enchym verstreut, nie zu Bündeln angeordnet. Andeutungen eines regelmässigen Verlaufs finden sich nur in unmittelbarer Nähe der Epithelien. Es liegen unter dem Epiderm vorwiegend longitudinale, unter dem Schlund- und Trichterepithel vorwiegend circuläre Fasern. Zwischen Schlund- und Körperepithel erstrecken sich radiale Fasern. Ganz besonders regelmässig angeordnet sind die bereits erwähnten subepithelialen Fasern, die am Epiderm (Fig. 303), am Schlund und an den Schlundröhren (siehe Enteroderm), zwischen Epithel und Grenzlamelle, verlaufen. Die Bindezellen verteilen sich, neben den Lymphzellen, überall im Enchym. Grundsubstanz tritt in Form von Grenzlamellen unter den Epithelien auf und bildet vor allem unter den Rippenpolstern, unter Annahme undeutlich faseriger Struktur, dicke Platten (Polsterplatten), die als Stütze der Ruderplättchen erscheinen (siehe weiteres unten).

Muskelzellen. Die Muskelzellen der Ctenophoren sind zum Teil eigenartig differenzierte, zum Teil echte glattfaserige Elemente. Bei *Beroë* ist strukturell zwischen den im Enchym gelegenen Enchymmuskelzellen und den subepithelialen Muskelzellen zu unterscheiden. Letzteren schliessen sich auch die Tentakelmuskelzellen, über die besonders berichtet wird, an. Die Enchymmuskelzellen (Fig. 311) sind charakterisiert durch Vielkernigkeit und geringe Entwicklung von Myofibrillen. Auf dem kreisrunden Querschnitte sind zu unterscheiden ein zarter plasmatischer Achsenstrang (Sarcachse), in dem sich die nucleolenhaltigen Kerne verteilen; eine dicke wachsartig glänzende Rinde, die sich mit Eisenhämatoxylin leicht schwärzt; ferner ein Kranz von Myofibrillen, die sich intensiv mit Eisenhämatoxylin und Säurefuchsin färben, und ein dünnes Myolemm, das so innig an der Faser haftet, dass es als Bildung derselben anzusehen ist. Es färbt sich mit der van Gieson-Tinktion leicht rötlich, während die Myofibrillen gelb erscheinen. Die strukturellen Verhältnisse der Enchymmuskelzellen erinnern an die der Myen der Arthropoden und Vertebraten, nur fehlt jede Andeutung einer Querstreifung, ferner ist die Quantität der kontraktilen Substanz sehr gering und die Vielkernigkeit vielleicht nur das Produkt einer Kernvermehrung, nicht auch einer Verschmelzung von Myoblasten. Die Rinde muss als Ansammlung ernährender Substanzen (Trophochondren) aufgefasst werden.

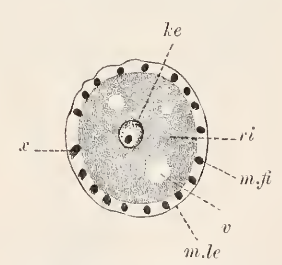


Fig. 311. *Beroë ovata*, Plerommuskelfaser quer. *ke* Kern. *v* Vakuole, *ri* Rinde, *m.le* Myolemm, *m.fi* Myofibrille (bei *x* schräg getroffen).

Die Fibrillen sind an quergeschnittenen Fasern nicht immer genau quer getroffen, sondern, wohl infolge lokaler Kontraktion der Fasern, auch oft schräg und zeigen dann unregelmässige Anordnung. Das Myolemm hebt sich in solchen Fällen leicht blasenförmig ab.

Manchmal trifft man stark kontrahierte Fasern, die lokal dick geschwellt, an anderen Stellen fadenartig dünn sind; die sich stauende Rindensubstanz verursacht dabei die Schwellung.

Der Form nach unterscheiden sich die longitudinalen und circulären Fasern von den radialen. Erstere enden ungeteilt, einfach zugespitzt; die anderen dagegen (Fig. 312) verzweigen sich an ihren Enden dichotomisch in fein auslaufende Aeste, an denen Rinde und Achse nicht mehr zu unterscheiden sind. Die Kerne liegen hier in schwimmhautartigen dünnen Platten, die sich an den Gabelungsstellen zwischen den Aesten ausspannen. Unter einander stehen die Fasern durch gabelförmige Teilungen und Anastomosenbildung in vielfachem Zusammenhange.

Die subepithelialen Muskeln sind einzellige, glattfaserige Elemente, die longitudinal verlaufen; am Schlunde anastomosieren sie reichlich mit einander (Hertwig). Ein Myolemm ist ebensowenig zu unterscheiden, wie eine Achsen- und Rindensubstanz; die ganze Faser wird von Fibrillen gebildet, der Kern liegt ihr einseitig an.



Fig. 312. *Beroë ovata,* Ende einer radialen Muskelfaser des Pleroms. *ke* Kern. Nach R. Hertwig.

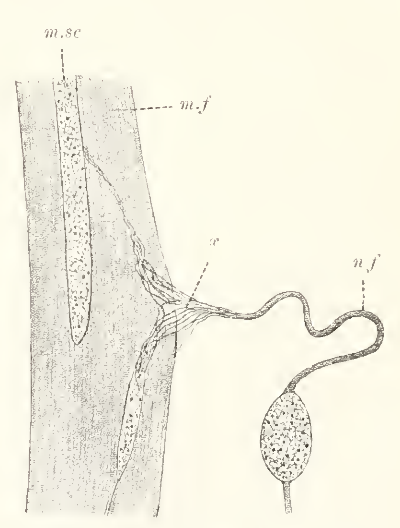


Fig. 313. *Beroë ovata,* Nervenfaser des Pleroms an eine Muskelfaser herantretend. *m.f* Muskelfaser, *n.f* Nervenfaser, *m.sc* Myosare, *x* Stelle, wo die Neurofibrillen mit dem Myosare in Verbindung treten. Nach K. C. Schneider.

Die Frage, ob auch im Plerom Nervenzellen vorkommen, ist noch nicht sicher beantwortet. Von R. Hertwig und K. C. Schneider wurden neben den radialen Muskelzellen ähnliche langgestreckte, aber zartere, spärlich sich verzweigende Elemente beschrieben, die zum Teil an den Epithelien auslaufen, zum Teil an die Muskelfasern herantreten und oft in deutlichem Zusammenhang (Fig. 313) mit der Achse derselben stehen. Von den Bindezellen unterscheiden sie sich

durch ihre beträchliche Länge. Mit Methylenblau werden sie intra vitam nicht gefärbt, auch wurde kein direkter Zusammenhang mit dem epithelialen Nervenplexus nachgewiesen; ebenso ist über ihre genetische Ableitung nichts bekannt, so dass nur die formale Beschaffenheit zu Gunsten der Deutung als Nervenzellen spricht.

Bindegewebe. Begonnen sei mit Besprechung der Polsterplatten. Die Platten werden von aussen gegen innen durchsetzt von langgestreckten glattbegrenzten Zellen, die an jungen Tieren nur einen Kern, später mehrere enthalten. In den Kernen ist ein Nucleolus leicht zu unterscheiden; das Sarc ist, wenn gut erhalten, von dichter Beschaffenheit. Die umgebende Plattensubstanz, die gegen die Zelle hin lamellenartig verdichtet erscheint, repräsentiert eine undeutlich filzigfaserige Grundsubstanz, die sich mit Hämatoxylin und Saffranin stark färbt, dagegen Eisenhämatoxylin, das die Zellen tingiert, nicht annimmt. Die Konsistenz der Platten ist wohl keine sonderlich feste, immerhin stellen die Platten die derbsten Bildungen des Pleromgewebes vor.

Seitwärts geht jede Platte allmählich über in zartlamellöse Züge von Grundsubstanz, welche die Muskeln untereinander zusammenhalten und die Grenzmembranen unter den Epithelien bilden. Sie durchsetzen ein hyalines Enchym, das die Hauptmasse des Ctenophorenkörpers bildet. Nahe dem Epiderm ist die Grundsubstanz am reichsten entwickelt, minder gegen die centralen Enchymgebiete hin. Die zarten Lamellen verlaufen subdermal vorwiegend parallel zur Oberfläche. Sie färben sich gleich dem Filzwerk der Polsterplatten und bestehen auch aus eng verwebten undeutlichen Fibrillen. Nahe den Platten findet man in den ausstrahlenden Zügen von Grundsubstanz Zellen ganz nach Art der in den Platten selbst gelegenen, an denen Fortsätze nicht zu unterscheiden sind und die sich immer von dem Filzwerk der Lamellen scharf abgrenzen. In weiterer Entfernung ändern sich die Verhältnisse, doch scheinen die Bindezellen vorwiegend an die Lamellen gebunden. Sie sind von diesen nur durch Färbung mit Eisenhämatoxylin, das sie leicht schwärzt, an Schnitten zu unterscheiden; die Lamellen erscheinen dabei farblos. Neigung zur Verästelung lässt sich vielfach an Bindezellen (Fig. 314) beobachten und es ergiebt sich daraus ein Uebergang derselben zu den Lymphzellen, die nach R. Hertwig pseudopodienartige Fortsätze, bei im übrigen gedrungener Form, entwickeln. Auch die verästelten Bindezellen vermögen ihre Form zu ändern.



Fig. 314. *Callianira bialata,* Bindezelle. Nach R. Hertwig.

2. Tentakelachse (Füllgewebe des Tentakels).

Wie bei Besprechung des Tentakelepithels sei mit Schilderung der Tentakelwurzel (Fig. 307) begonnen. Die Anordnung der Wucherungsstreifen wurde schon oben besprochen. Der subepitheliale Streifen,

aus dem die Muskulatur und das Bindegewebe des Tentakels hervorgehen, gleicht einem schmalen Schiffskiel, der zwischen die Tentakelröhren eingezwängt ist. Lateralwärts, in Annäherung an das Wurzelepithel verdickt er sich leicht, um sich dort, wo er mit dem Epithel in direkte Berührung tritt, wieder zu verschmächtigen. Als eigentliche Wucherungszone ist der schmale Kiel zu betrachten, die Anschwellung zeigt die Entwicklung der Muskelzellen, die im äusseren Bezirke, welcher direkt in die Tentakelachse übergeht, fortschreitet, während zugleich die Durchwachsung von Seiten des Bindegewebes stattfindet.

Der Kiel besteht aus den äusseren Muskelstreifen und dem inneren Bindegewebsstreifen. Die äusseren Streifen bilden die dicken Wände des Kiels, die am Kielboden in einander umbiegen. Zwischen sie schiebt sich wie ein Keil der Bindegewebsstreifen, der scharf von den Muskelstreifen gesondert ist. Letztere bestehen aus quergestellten Zellreihen, die sich intensiv färben und an die Querreihen des Bildungsherdes der Greifapparate erinnern. Runde Kerne mit deutlichem Nucleolus sind von wenig Sarc umgeben; Zellgrenzen können nicht unterschieden werden. Hier finden ununterbrochen direkte Kern- und Zellteilungen statt. Bei Beginn des Bindegewebsstreifens stellen sich die Querreihen schräg, aussen zurückbleibend, axialwärts vorstrebend. Jener bildet eine solide Zellplatte, die aus rundlichen, in Längsreihen geordneten Zellen besteht. Es gelingt an jüngeren Tieren etwa fünf solche Reihen zu unterscheiden. Die Kerne zeigen nichts auffallendes.

Im verdickten Bezirke des Muskelstreifens erfolgt die Muskelbildung. Jeder Streifen schwillt bedeutend an; die Zellreihen verharren nur an der Peripherie noch in schräger Stellung, axialwärts biegen sie in longitudinale Richtung an, die später überhaupt die ganze Zone beherrscht. Die Unterscheidung der einzelnen Reihen ist hier meist schwieriger als am Kiel, oft nur durch die reihenartige Verteilung der Kerne angedeutet. Von Zellgrenzen in den Reihen ist nichts zu erkennen. Die Kerne liegen in dunkel gefärbten Sarcsträngen, die sich zu faseriger Muskelsubstanz differenzieren. Es ergeben sich derart längsfibrilläre Muskelröhren, in denen die Kerne, zunächst eng benachbart, dann in weiteren Distanzen eingebettet liegen. Bei dieser Umwandlung in Myofibrillen verliert sich die intensive Färbbarkeit des Sarcs. — Die innere Wucherungszone ist entsprechend der Anschwellung der äusseren Zone verschmälert. Sie zeigt jetzt ein locker maschiges Gewebe mit eingelagerten Kernen; die erst rundlichen Zellleiber haben sich in verästelte Fortsätze ausgezogen, die zwischen die angrenzenden longitudinal verlaufenden Muskelfasern eindringen und diese zu umspinnen beginnen. Dieser Vorgang erinnert an die Durchwachsung der Körner- und Faserzellgruppen durch die Zellen des Zwischengewebes (siehe bei Tentakelepithel).

Am Uebergang zum Tentakelstamm ist die Richtung aller Muskelfasern eine longitudinale, jedoch nicht genau parallel zur Längsachse des Tentakels, sondern von spiralgewundenem Verlaufe. Die Muskulatur zerfällt, wie an der Wucherungszone, in zwei Hälften, eine rechte und eine linke, die durch bindegewebige Elemente auseinandergehalten werden. Jede Muskelfaser beginnt peripher und verläuft leicht schraubig gekrümmt schräg nach innen, wo sie endet.

Eine genauere Darstellung dieses Verlaufes der Fasern steht noch aus. Die fertigen Elemente lassen sich (Hertwig) ohne Schwierigkeit am Macerationsmaterial als lange dünne kreisrunde Fasern, die sich nicht verästeln und nicht mit andern anastomosieren, isolieren. Auf Querschnitten sieht man gleichfalls alle Fasern durch Bindegewebe wohl gesondert; zugleich erkennt man ihre fibrilläre Struktur und die länglichen Kerne, die der Faser eng an- oder auch zum Teil in sie eingebettet liegen. Das Bindegewebe bildet ein feines faseriges Maschennetz mit einzelnen runden Kernen. In dem schmalen Raum zwischen beiden Muskelhälften, vor allem axial, ist es am reichsten, im ganzen aber nur spärlich entwickelt. Zwischen den verästelten Fortsätzen liegt ein hyalines Enchym in geringer Menge, das indessen im Umkreis der Muskulatur, unter dem Epithel, am fertigen Tentakel mächtig angeschwollen ist und von den Fasern der Greifapparate durchsetzt wird. Gegen die Greifapparate selbst, also gegen das eigentliche Epithel hin, findet sich eine meist deutliche Grenzlamelle.

Auf die Bildung und Beschaffenheit der Nebententakelachsen kann hier nicht eingegangen werden.

Gonaden von Beroë.

Die Geschlechtsorgane stellen strang- oder bandartige Zellanhäufungen (Propagationsherde) dar, welche subepithelial den Rippenröhren, längs der gegen die Polsterplatten gewendeten Fläche, eingelagert sind. Wir finden in jeder Rippenröhre zwei solche Zellstränge, die von einem normalen Enterodermstreifen (Mittelstreifen) getrennt sind. Die eine Gonade ist männlich, die andere weiblich. Die Anordnung wechselt in jedem Rippengefässe derart, dass immer die in zwei Gefässen einander zugewendeten Gonaden gleichen Geschlechts sind. Jeder Strang schiebt sich zwischen die Grenzlamelle, die glatt oder leicht eingebuchtet unter ihm hinläuft, und das enterodermale Epithel, das weit ins Röhrenlumen vorgedrängt und von der Grenzlamelle abgehoben wird. Indessen beschränkt sich diese Abhebung auf einen eng begrenzten Streifen (Ansatzstreifen), was besonders an der männlichen Gonade deutlich wird, während an der weiblichen durch die Einlagerung des Dotterzellstreifens besondere Verhältnisse geschaffen werden. Das enterodermale Epithel umgreift deshalb die Gonade fast im vollen Umkreise und stellt, um das Verhältnis anschaulich zu machen, eine tiefe cylindrische Rinne mit schmalem spaltartigem Eingang, der dem Ansatzstreifen entspricht, dar. Die enterodermalen Zellen, welche die Rinne bilden, sind durch die eingelagerte Gonade gedehnt; aber auch hier liegen auf beiden Seitenflächen an jeder, besonders an den männlichen Gonaden, interessante Unterschiede vor. Auswärts vom Ansatzstreifen ist das Epithel einfach von der Lamelle abgehoben und die Zellen erscheinen nicht wesentlich alteriert. Die einwärts gelegenen Zellen jedoch zeigen dies Verhalten nur an jungen Gonaden; an älteren, stark angeschwollenen sind die angrenzenden Zellen des Mittelstreifens enorm verlängert und in Bogenlinie an die Gonade angeschmiegt, um erst etwa in der Mitte des Gonadenquerschnitts in plattere Elemente, gleich denen der anderen Seite, überzugehen. So macht es den Eindruck, als wenn einwärts vom Ansatzstreifen die Gonade durch ein dünnes Epithel von der Grenzlamelle getrennt sei; in Wirklichkeit

wird dieses durch die gedehnten Zellbasen der einwärts gelegenen Nährzellen vorgetäuscht.

Die enterodermalen Zellen umgeben die Gonade nur, durchsetzen sie aber nicht, wie es z. B. bei den Gonaden der Hydroiden der Fall ist. Sie dringen wohl in Einbuchtungen der auf dem Querschnitt oft lappig erscheinenden Gonade ein, sind gegen diese aber immer scharf abgegrenzt. Die Gonade befindet sich also in subepithelialer, nicht in basiepithelialer Lage.

Ueber die Ableitung der Gonade vom Ekto-, Ento- oder Mesoderm besteht noch keine Sicherheit. Die Einlagerung der Gonade in die Wand der Rippengefässe genügt nicht, ihre Zugehörigkeit zum Enteroderm als erwiesen anzunehmen. Die Oo- und Spermogonien gehen nicht aus Epithelzellen, durch Abgliederung von denselben oder durch Umbildung derselben (gegen GARBE) hervor, vielmehr erscheint das Epithel immer deutlich von der Gonade gesondert (R. HERTWIG). Doch kommen an den Seitenflächen des Röhrenepithels in basiepithelialer Lage kuglige kleine Zellen (Fig. 315) von heller Beschaffenheit des Sarcs und mit kleinem kompaktem Kern vor, die besonders an jungen Tieren reichlich vorhanden und wohl als eingewanderte mesodermale Zellen aufzufassen sind (siehe das im Kapitel Architektonik im allg. Teil Gesagte, vor allem die Befunde an *Ctenoplana*). Aus ihnen gehen die Oo- und Spermogonien hervor, sie sind daher als Urgenitalzellen zu bezeichnen. Ihre Anzahl ist später eine spärliche, sie sind aber immer seitlich nachweisbar und besonders leicht am Kern zu erkennen. — Mit diesem Nachweise entfällt auch die Annahme R. HERTWIG's, dass die Gonade vom Ektoderm abzuleiten sei.

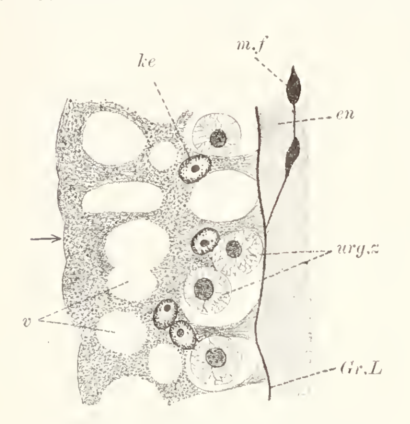


Fig. 315. *Beroë ovata*, Stück vom lateralen Epithel einer Rippenröhre; der Pfeil deutet die ans Röhrenlumen grenzende Fläche des Enteroderms an. *ke* Kern der Nährzellen, *v* Vakuolen derselben, *urg.z* Urgenitalzellen, zwischen den Nährzellen basal gelegen, *Gr.L* Grenzlamelle, *m.f* Muskelfaser, *en* Enchym.

Die männliche Gonade zerfällt in 3 Abschnitte, die sich aus dem verschiedenen Reifezustand ihrer Elemente ergeben. Der Ansatzstreifen wird von den Spermogonien und Muttersamen eingenommen, die aber auch seitlich an der Gonade sich ausbreiten und rund begrenzte Gruppen von Zellen, deren jede aus einer Urgenitalzelle hervorgegangen sein dürfte, bilden. Einzelne Gruppen springen oft, wie Lappen der Gonade, in das überdeckende Epithel vor, das dann kurze Zipfel in die Gonade einzusenden scheint, in denen gewöhnlich die Kernpaare der Nährzellen liegen. Dieser Gonadenabschnitt ist als Wachstumszone zu bezeichnen. Die Zellen sind deutlich begrenzt, vor allem die an der Aussenfläche jedes Hodenbläschens gelegenen; ihr Sarc färbt sich dunkler als das enterodermale, viel dunkler als das der Urgenitalzellen; der Kern ist licht und mit einem Nucleolus ausgestattet.

Die zweite Zone enthält die reifenden Elemente (Reifungs-

zone). Sie liegt einwärts gegen den enterodermalen Mittelstreifen hin; die Wachstumszone geht ohne scharfe Grenze in sie über. Sie unterscheidet sich von dieser durch die heterotypischen Teilungsfiguren, die im Einzelnen nicht näher studiert wurden. Hier entstehen die jungen Samen, deren Entwicklung in der dritten Zone (Differenzierungszone) erfolgt, die an den Mittelstreifen grenzt und meist scharf von der Reifungszone abgesetzt ist. Der Kern wird zu einer kleinen kompakten Kugel und am Sarc entsteht die lange Schwanzgeissel. Die fertigen Samen werden in das Röhrenlumen entleert.

An den weiblichen Gonaden sind ähnliche Zonen wie an den männlichen nicht zu unterscheiden; dagegen ergiebt sich eine andere Gliederung durch die Anwesenheit des Dotterzellstreifens und durch das starke Wachstum der Eizellen. Der Dotterzellstreifen entsteht mit der Gonade. Er sitzt der Grenzlamelle am Ansatzstreifen breit auf, die Enterodermzellen hier weiter auseinanderdrängend als es an der männlichen Gonade der Fall ist. Er besteht aus schmalen Cylinderzellen, die sehr regelmässig epithelartig neben einander angeordnet sind, mit kleinem rundem, basalständigem Kerne und mit distal gelagerten, stark färbbaren Dotterballen, welche in das Gonadeninnere, in den Raum zwischen Dotterzellstreifen und das weibliche Genitalband entleert werden und beim Eizellwachstum Verwendung finden. An jungen Gonaden ist die Anordnung dieser Zellen nicht regelmässig, vielmehr liegen sie nahe dem noch schmalen Ansatzstreifen zwischen den Oogonien und sind wie letztere von rundlicher Form.

Das Genitalband der weiblichen Gonade schliesst sich seitlich am Ansatzstreifen unmittelbar an den Dotterzellstreifen an. Wir finden hier zunächst die Wachstumszone der Ureier, die sich gegen einwärts über die Region der Dotterballen hinwegschiebt. Je grösser die Eier, desto weiter erscheinen sie gegen das Lumen der Röhre vorgedrängt und liegen schliesslich ganz isoliert im Enteroderm, das eine Schicht eigentümlich geformter, platter, dotterreicher Zellen (Follikel) um sie herumbildet. Durch Platzen des Follikels gelangen sie in das Gefässlumen.

Das Sarc der Ureier ist ein dichtes und färbt sich leicht mit Hämatoxylin. Wie es scheint, erfolgt die Grössenzunahme nicht allein durch Wachstum, sondern auch durch Zellverschmelzungen, doch steht der sichere Nachweis noch aus.

---

b) Zygoneura.

III. Scolecida. A. Plathelmintha.

Turbellaria.

Dendrocölum lacteum Oerst.

Uebersicht.

Besprochen wird der Querschnitt (Fig. 316) der vorderen Körperregion, zwischen Pharynx und Ovarien. Er ist dorsoventral stark

abgeplattet und zeigt leicht abgerundete Seitenkanten. Die dorsale Fläche ist schwach gewölbt, die ventrale flach. Die ganze Oberfläche wird von einem niedrigen, wimpernden Epiderm überzogen, das vom unterliegenden Gewebe durch eine dünne Grenzlamelle scharf abgetrennt ist und an den Präparaten sich oft von dieser etwas abhebt. Zum Epiderm gehören auch Elemente, die ins unterliegende Bindegewebe tief eingesenkt sind. Es sind dies zwei Arten von Drüsenzellen, deren kolbige Zellkörper in reichlicher Menge einwärts von der Hautmuskulatur und zwischen den Darmästen liegen, und die Rhabditenzellen, die sich in ähnlicher Lage befinden und vor allem an den Seitenrändern leicht nachweisbar sind. Sie erzeugen eigentümliche feste Sekretstäbe (Rhabditen), welche ins Epiderm gelangen und wohl als ein Verteidigungsmittel funktionieren. Von den Drüsenzellen fallen besonders die sog. Kantendrüsenzellen auf, die in den Seitenrändern des Schnittes, als Bündel quer verlaufender dünner Stränge liegen und an der Kante, ein wenig ventralwärts, ausmünden.

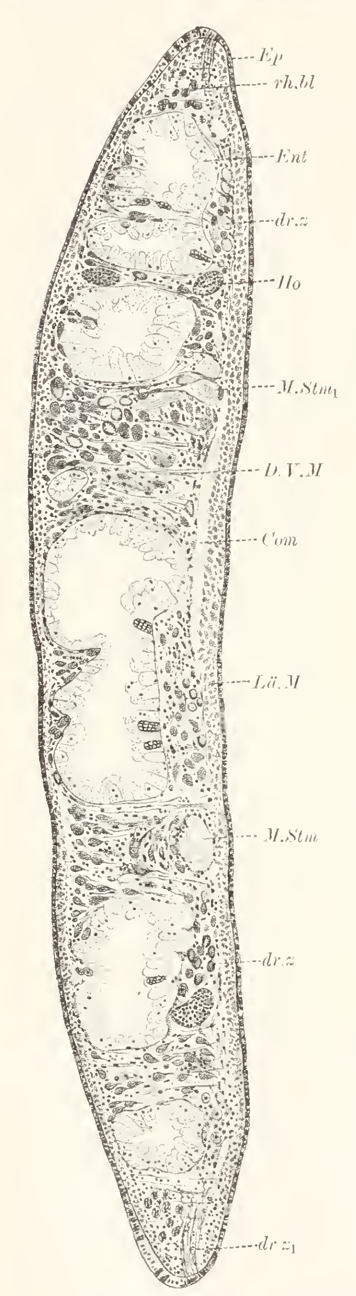


Fig. 316. *Dendrocölum lacteum*, Querschnitt. *Ep* Epiderm, *Ent* Enteroderm, *Ho* Hodenbläschen, *Lä.M* Längsmuskulatur, *D.V.M* Dorsoventralmuskulatur, *M.Stm* Markstamm, $M.Stm_1$ desgl., von dorsoventralen Muskelfasern durchsetzt, *Com* Commissur, *rh.bl* Rhabditenbildungszellen, *dr.z* Drüsenzellen, $dr.z_1$ sog. Kantendrüsenzellen.

Das Nervensystem ist vorwiegend in zwei longitudinalen Hauptstämmen entwickelt, die ventral, einwärts von der Hautmuskulatur, weit von einander getrennt, verlaufen und durch Kommissuren verbunden sind.

Das Enteron ist in mehreren Anschnitten im Inneren des Tieres getroffen. In der Mitte liegt der longitudinale vordere Darmschenkel, von dem nach beiden Seiten Aeste abgehen, die sich wieder verzweigen. Solche Aeste liegen in den seitlichen Teilen des Schnittes vor.

Das Mesoderm nimmt den Raum zwischen Epiderm und Enteroderm ein und besteht aus Füllgewebe, Niere und Gonade. Dicht an die dermale Grenzlamelle grenzt die Hautmuskulatur (Ektopleura), welche den ganzen Querschnitt einsäumt und aus Ring-, Diagonal-

und Längsfaserlagen besteht. Zwischen den Fasern findet sich ein spärlich entwickeltes Bindegewebe. Das Enteron wird von einer sehr zarten Muskelschicht (Entopleura) umgeben. Ein kompaktes, aber mässig entwickeltes, sekundäres Plerom verbindet Ekto- und Entopleura. Es besteht aus lockerem Bindegewebe mit eingelagerter Mesopleura, mit den Drüsenzellen des Epiderms, sowie der Niere und den Geschlechtsorganen. Die mesopleurale Muskulatur wird von dorsoventralen Faserbündeln, die zwischen den Darmästen verlaufen und beide Ektopleuren verbinden, und von einer dünnen Lage transversaler Fasern, die ventral einwärts von der Ektopleura liegen, gebildet. Von der Niere sind ohne Schwierigkeit nur seitlich Anschnitte der Hauptkanäle wahrnehmbar. In der speziellen Beschreibung wird auf die Niere nicht eingegangen, sie kommt dagegen bei Schilderung der *Taenia saginata* zu ausführlicher Besprechung. Erwähnt sei nur, dass nach Jijima die Hauptkanäle durch mehrfache Poren dorsal nach aussen münden sollen. Von den Genitalorganen treffen wir an: die Ovidukte mit ihren seitlichen Verzweigungen, den Dotterstöcken, die nur bei völliger Geschlechtsreife entwickelt sind; die Vasa deferentia und zahlreiche Hodenbläschen, welche mittelst feiner, nur an günstigem Material nachweisbarer, Vasa efferentia in die ersteren einmünden. Die paarigen Ovidukte liegen dicht über den Hauptstämmen des Nervensystems. Die Dotterstöcke sind bei voller Entwicklung als weite verästelte Schläuche, die sich überall im Plerom finden, leicht zu unterscheiden; es fallen an ihnen besonders die glänzenden Dotterkörner auf. Auch die Hodenbläschen treten als rundliche Körper, in denen die kleinen Samenzellen dicht gedrängt liegen, scharf hervor. Sie verteilen sich, wie die Dotterstöcke, im gesamten Plerom, vor allem dorsal und ventral in der Nähe der Hautmuskulatur. Schwierig nachweisbar sind die paarigen Vasa deferentia, die medialwärts von den Nervenstämmen, unweit von diesen, longitudinal verlaufen.

Epiderm.

Das Epiderm besteht aus einer dünnen Epithelschicht, die nur an den Seitenkanten, und zwar an deren dorsalem Saume, ein wenig verdickt ist. Sie wird von wimpernden Deckzellen gebildet, in welche stäbchenförmige Elemente (Rhabditen), die sich mit Säurefuchsin lebhaft rot färben, in Packeten oder einzeln eingebettet sind. Zum Epiderm gehören auch profundoepithelial gelegene Drüsenzellen, die tief in das unterliegende Bindegewebe, durch die Grenzlamelle hindurch, eingesenkt sind und deren Verbindung mit dem Epiderm nur an günstigen Punkten nachweisbar ist. Vom kolbenförmigen Zellkörper steigt zum Epiderm ein dünner gewundener, ausführender Abschnitt empor. Ist letzterer nicht sekreterfüllt, so ist es unmöglich, ihn selbst auf kürzere Strecken zu verfolgen. Der im Epithel gelegene Endabschnitt, der gleichfalls nur bei Sekreterfüllung erkennbar ist, liegt (ob immer?) in die Deckzellen eingebettet. Die Rhabditen stellen das eigenartig entwickelte Sekret der Rhabditenzellen vor, die gleichfalls im Bindegewebe, in geringer Entfernung von der Grenzlamelle und am zahlreichsten im seitlichen Körperbereiche, gelegen sind und ebenfalls mit dem Epithel nur durch

einen dünnen Fortsatz Verbindung wahren, der bei Ueberwanderung der Rhabditen sichtbar wird.

Von Drüsenzellen giebt es zwei Arten: Schleim- und Eiweisszellen, die in Form und Verteilung übereinstimmen. Die Zellkörper liegen einwärts vom Hautmuskelschlauch, vielfach längs der dorsoventralen Muskelbündel zwischen den Darmschenkeln, und wenden im letzteren Falle ihr spitzes Ende gegen jene Seite des Tieres hin, auf der ihr ausführender Abschnitt nach aussen mündet. Beide Drüsenzellarten sind in grosser Menge vorhanden und liegen regellos durch einander gestreut. Eine besondere Form der Eiweisszellen bilden die Kantendrüsenzellen, die jederseits ventral an der Körperkante dicht gedrängt nach aussen münden und sich durch schlanke Form und Verästelung des ausführenden Abschnittes auszeichnen.

Deckzellen. Die Deckzellen (Fig. 317) sind kubische oder breit cylindrische Elemente, die am dorsalen Seitenrande schlankere Form annehmen, an anderen Stellen gelegentlich platter erscheinen. Sie tragen einen dichten Wimperbesatz, der indessen an den seitlichen Körperregionen mit dem Alter verloren geht. Die Rhabditen sind in sie eingelagert und liegen im distalen Zellbereich, in aufrechter oder leicht schräger Stellung. Auch die Endabschnitte der Ausführgänge der Drüsenzellen durchsetzen sie. Das Sarc der Deckzellen ist deutlich längsfädig struiert. Die Längsfäden sind im lockeren basalen Sarc leichter als im dichten distalen, welches feine Körner eingelagert enthält, zu verfolgen, und laufen, wie man annehmen darf, in die Wimpern aus. Jedem Wimperfaden entspricht an der Zelloberfläche ein Korn, das sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt und mit Säurefuchsin rot färbt (Basalkorn, äussere Körnerreihe). Bei *Planocera* (Polycladen) liess sich in geringer Entfernung davon einwärts ein zweites kleineres Korn (innere Körnerreihe) feststellen, das vielleicht mit ersterem zusammen als Diplochonder aufzufassen ist, vielleicht aber auch eine besondere Bildung (Desmochonder?) vorstellt.

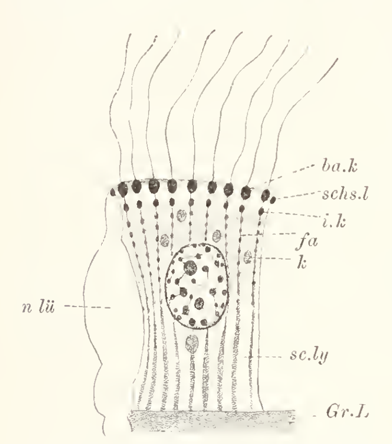


Fig. 317. *Planocera folium*, Deckzelle. *ba.k* Basalkorn, *schs.l* Schlussleiste, *i.k* inneres Korn, *fa* Faden mit Desmochondren, *k* Korn (Trophochonder?), *sc.ly* Sarclymphe, *in.lü* Intercellularlücke, *Gr.L* Grenzlamelle.

Zwischen den Deckzellen finden sich oft deutlich hervortretende Intercellularlücken; auch wurden in den Zellen vieler Turbellarien (Sekera, Böhmig u. a.) helle aufsteigende Kanälchen beobachtet, die einerseits die Grenzlamelle durchsetzen und mit dem Enchym (siehe unten) zusammenhängen, andererseits auch nach aussen ausmünden können. Die Kanäle nehmen oft den Charakter weiter Vakuolen an. Sie sind wohl als Lymphkanälchen zu betrachten.

Die Kerne sind bald längs, bald quer zur Zelle elliptisch ausgezogen oder auch fast rund, je nachdem die Zellen cylindrisch oder niedriger sind. Sie sind stark färbbar, weil von einem dichten Nucleomitom durchsetzt; ein kleiner Nucleolus ist selten deutlich unterscheidbar.

Ueber die eingelagerten Rhabditen siehe bei Rhabditenzellen;

ebenso siehe über die eingelagerten Endabschnitte der Drüsenzellen in den betreffenden Abschnitten.

Rhabditenzellen. Die Rhabditen liegen in den Deckzellen, gewöhnlich in Packeten angeordnet; sie sind hier aber nicht entstanden, entstammen vielmehr den Rhabditenbildungszellen, oder kurz Rhabditenzellen, die in das Bindegewebe eingelagert sind und mit dem Epiderm nur durch feine Plasmastrassen zusammenhängen. Nur bei der Einwanderung der Rhabditen ins Epiderm lassen sich diese Fortsätze, innerhalb welcher die Rhabditen emporrücken, deutlich erkennen.

Die Bildungszelle ist von rundlicher Form und besitzt ein dichtes, mit Hämatoxylin leicht färbbares, Sarc, in welches die jungen Rhabditen eingebettet sind. Die Rhabditen färben sich intensiv mit sauren Farbstoffen, in diesem Verhalten sich eng an das Sekret der Eiweisszellen anschliessend. Sie treten auf als kleine, dicht in einem Haufen zusammengedrängt liegende Sekretstäbchen von cylindrischer Form mit leicht verschmälerten und abgerundeten Enden. Der Rhabditenhaufen liegt einseitig in der Bildungszelle, der dunkle Kern nimmt die andere Seite ein. Die fertigen Rhabditen sind von verschiedener Grösse; im allgemeinen sind sie am Rücken grösser als ventral; am grössten an den dorsalen Körperrändern, wo sie die ganze Länge der Deckzellen erreichen. Sie besitzen lebhaften Glanz, der bedingt ist durch die Konsistenz des Sekretes, welches sie bildet. An gut erhaltenen Rhabditen ist das Gefüge ein durchaus gleichartiges. Bei der Ueberwanderung dürfte es das Sarc der dünnen Ausführwege sein, welches die Verschiebung der Rhabditen bewirkt.

Das Aussehen der Rhabditen ist ein äusserst wechselndes, nach dem physiologischen Zustande und nach der Reagentienwirkung. Häufig trifft man stark verlängerte, flächenhaft verbreiterte, grotesk verzerrte Stäbe, deren Randpartien undeutlich, weil in flüssigen Zustand übergehend, begrenzt sind. Eine starke Verlängerung zu dünnen gewundenen Stäben tritt am häufigsten ein. Gelegentlich, besonders an jungen Rhabditen, zeigen sich Spuren körniger Struktur, welche die ganze Rhabdite gleichmässig betreffen. Eine homogene Randschicht lässt sich nach v. Graff u. a. bei vielen Rhabditenformen von einer mehr körnigen Innenmasse unterscheiden. Körnige Struktur ist in vielen Fällen Resultat teilweiser starker Verquellung. Besonders in den Bildungszellen trifft man oft die einzelnen Rhabditen verquollen und nur körnige Reste erhalten; in anderen Fällen ist die Rhabdite stark angeschwollen und nur an einzelnen Stellen des Randes, seltener des Innern, festes Sekret in unregelmässigen Trümmern erhalten, während das übrige eine farblose Flüssigkeit bildet.

Besonders interessant sind Fälle, wo sich die Verquellung sehr plötzlich vollzogen zu haben scheint. Dann liegen in den Deck- und Rhabditenzellen helle Räume von Rhabditenform vor, deren Kontur eine zarte, gefärbte Linie bildet. Diese Linie entspricht einem feinen Häutchen, das durch anhaftende Reste von feinkörnigem Sekret gefärbt wird. Bei Heben und Senken des Tubus zeigen sich Lücken im Häutchen, durch welche das Sekret in verflüssigtem Zustande vorgequollen sein dürfte. Das Häutchen entspricht vermutlich einer zarten Theka, die sich im Umkreis der Rhabdite erhalten hat und von der Bildungszelle abstammt. An vollständig verflüssigten Rhabditen wird durch diese Theka die Form des Stabes gewahrt; bei weniger

vollständiger Verquellung ist sie, der färbbaren Sekretreste wegen, nicht erkennbar, oft vielleicht auch vollständig zerfetzt.

Schleimzellen. Die Schleimzellen (Fig. 318) sind von bedeutender Grösse. Ihre Form ist eine kolbenförmige; der dicke, basal

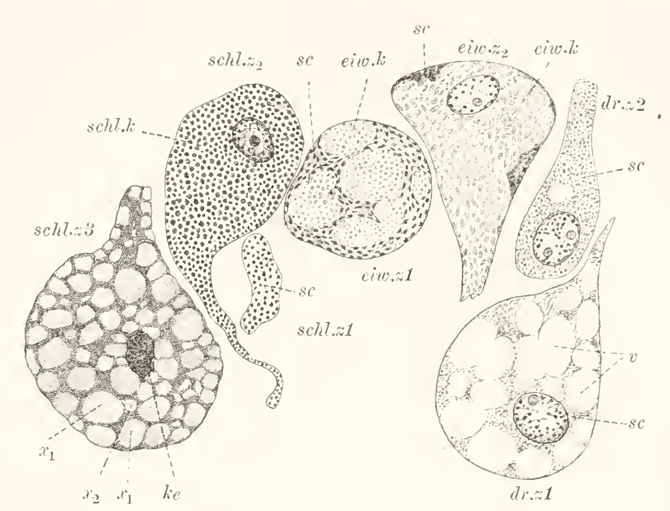


Fig. 318. *Dendrocölum lacteum*, Drüsenzellen in verschiedenen Funktionsphasen. *dr.z1* sekretleere Drüsenzelle, *v* Vakuolen, *sc* Reste des Sarcs, *dr.z2* sekretleere Drüsenzelle geschrumpft, *eiw.z1* regenerierende, *eiw.z2* reife Eiweisszelle, *sc* Sarc, *eiw.k* Eiweisskörner, *schl.z* Schleimzellen, 1 regenerierend, 2 reif, 3 verquollen, *schl.k* Schleimkörner, *ke* geschrumpfter Kern, x_1 stark verquollenes Sekret, umgeben von dichteren Sekretlamellen (x_2), die ein Gerüst vortäuschen.

abgerundete Zellkörper verjüngt sich allmählich oder auch ziemlich unvermittelt in den langen, im weiteren Verlaufe schwer zu verfolgenden geschlängelten und sich verästelnden (?) ausführenden, Abschnitt, dessen Enden die Grenzlamelle und Deckzellen als feine Stränge durchsetzen.

Der Anblick der Zellen ist je nach dem physiologischen Zustande ein verschiedener. Die reife Zelle ist dicht erfüllt von kleinen, cyanophilen Körnern, die jede andere Struktur (siehe bei Regeneration) verdecken und auch die Unterscheidung des Kernes erschweren. Der Kern liegt im kolbigen Endabschnitt, meist in mittlerer Lage, und zeigt kurzellipsoide Form, ist glatt begrenzt und reich an Nucleom, das überall verstreut liegt; ein grosser Nucleolus, manchmal deren zwei, treten scharf hervor. Der ausführende Teil der Zelle ist selten ganz von Körnern erfüllt; er erscheint oft lokal geschwellt, ist aber zwischen den Verdickungen, weil sekretleer, gar nicht oder nur sehr schwer nachweisbar. Ob er selbst Sekretkörner bildet, ist nicht bestimmt zu entscheiden, aber nach Befunden an anderen Drüsenzellen wahrscheinlich. Verquollene Zellen trifft man häufig an. Die Ursache der Verquellung dürfte wohl die Konservierung sein, da normalerweise das Sekret in Körnerform ausgestossen wird und erst ausserhalb in einen homogenen Schleim sich auflöst. Indessen dürfte für die Verquellung auch eine bestimmte Disposition des Sekretes, vielleicht unter Vermittlung nervöser Einflüsse, notwendig sein, da ein und dasselbe Reagenz, z. B. Sublimat, nicht immer Verquellung hervorruft. Ver-

quollene Zellen übertreffen die reifen körnigen Zellen beträchtlich an Umfang. Die Sekretkörner haben sich in Schleim aufgelöst, der zähflüssig und wenig färbbar ist. Manchmal ist die Verquellung nur unvollkommen; dann sind die Körner entweder nur vergrössert und zum Teil unter einander verklebt, oder zu blauwandigen Blasen aufgeschwollen, die untereinander zusammenhängen und derart ein intensiv gefärbtes Wabenwerk in der Zelle bilden, in dessen Maschen heller farbloser Schleim liegt. Bei stärkerer Verquellung erscheint der Zellinhalt hell und homogen, nur schwach bläulich gefärbt und von zarten Gerüstfäden durchzogen. Wo der Kern an solchen Präparaten hervortritt, ist er dunkel, klein und oft zackig konturiert.

Nach der Sekretentleerung erfolgt die Sekretneubildung (Regeneration). Die Zelle wahrt zunächst noch den beträchtlichen Umfang, doch bildet ihr Sarc in der Hauptsache einen dünnen Wandbelag (Theka) und feine innere Gerüststränge, die den durch die Verquellung entstandenen Hohlraum nach allen Richtungen durchsetzen, vor allem auch zum meist mittelständigen Kern in Beziehung stehen. Wandbelag und Stränge zeigen eine undeutlich fädig-körnige Struktur und nehmen Farbstoffe nur wenig an. Der Zellleib schrumpft nun stark zusammen und erscheint gleichmässig vom Gerüst und von undeutlicher Körnelung erfüllt. Wenn die Körner schärfer infolge Wachstums hervortreten, färben sie sich mit Hämatoxylin. Sie erreichen rasch die definitive geringe Grösse und füllen den Zellleib, der auch wieder an Grösse zunimmt, völlig aus. Der Kern ist an den regenerierenden Zelle grösser als an den reifen, zugleich regelmässig begrenzt, manchmal fast kreisrund, und enthält neben reichlichem Nucleom meist ein paar Nucleolen.

Eiweisszellen. Die Eiweisszellen unterscheiden sich von den Schleimzellen durch die eosinophile Beschaffenheit des etwas grobkörnigeren Sekretes. Die Zellform und Grösse ist dieselbe wie bei den Schleimzellen; vor allem bei der Regeneration sind sie schwierig von letzteren zu unterscheiden. Denn das Sarc, das vorwiegend einen Wandbelag und wenige Gerüstmaschen bildet, färbt sich mit Hämatoxylin blau. Die runden Sekretkörner sind von Anfang an grösser und verteilen sich nicht gleichmässig, sondern häufen sich mittelständig in den Vakuolen an und pressen das blaue Gerüst auseinander. Für Eosin und Fuchsin sind sie zunächst wenig empfänglich, werden aber durch Orange gelb gefärbt. Erst allmählich tingieren sie sich lebhaft rot, mit Eisenhämatoxylin schwarz. Noch nicht völlig ausgereifte Zellen bieten dann ein eigentümlich buntes Bild. Die Zelle hat schlauchartigen Charakter, mit dünner Theka, die sich blau färbt und meist den jetzt unregelmässig begrenzten Kern enthält, ferner mit innerer Körnermasse, die zum Teil intensiv rot, zum Teil gelb gefärbt ist. Gerüst ist in diesen Körnermassen nicht zu unterscheiden; es tritt erst nach der Entleerung in der oben beschriebenen Form hervor. Verquellung des Sekretes durch die Konservierungsmittel ist bei den Eiweisszellen weniger oft zu beobachten als bei den Schleimzellen und ergiebt dann andere Bilder. Als Verquellung dürfte bereits eine stabförmige Verlängerung der Sekretkörnchen zu bezeichnen sein, die gelegentlich zu beobachten ist und die die Zellen wie von jungen Rhabditen erfüllt erscheinen lässt. Manchmal ist der Inhalt ganz homogen oder es sind wenigstens grössere Sekretballen vorhanden. Bei der Verquellung nimmt die Färbbarkeit ab, wie bei

den Schleimzellen (siehe auch weiter unten). Man erkennt dann die Eiweisszellen als runde homogene, dunkel- oder blassrote oder auch völlig farblose Flecken im Bindegewebe, die von einer zarten Kontur (Theka) eingesäumt sind.

In Analogie zu den Verhältnissen bei anderen Tieren dürfen wir die Eiweisszellen als Giftzellen auffassen, die beim Fang der Beute Verwendung finden. Ihrer Verwandtschaft mit den Rhabditenzellen wurde schon bei diesen Erwähnung gethan.

Aus den verschiedenen morphologischen Zuständen, in welchen Schleim- und Eiweisszellen vorliegen, lässt sich auf folgendes physiologisches Verhalten schliessen. Erste Phase: Sekretbildung. Das durch die Entleerung stark aufgelockerte Sarc schrumpft zusammen, so dass die Zelle schlanke Form annimmt. Es besteht aus gedrängt liegenden Gerüstfäden und zeigt eine undeutliche Granulation. Aus letzterer gehen die Sekretkörner hervor, die sich von Anfang an gleichmässig verteilen (Schleimzellen) oder lokal in vakuolenartigen Lücken des Gerüsts anhäufen (Eiweisszellen); der helle Kern ist gross und scharf begrenzt. Zweite Phase: Sekretreife. Die Sekretkörner wachsen heran, erfüllen das Sarc vollständig und gewinnen die typische Färbbarkeit. Die Kerne verlieren an Grösse und färben sich dunkel. Dritte Phase: Sekretentleerung. Das reife Sekret wird entleert, vermutlich durch Kontraktionserscheinungen des Zellgerüsts und auf Nervenreiz hin; das Sarc ist nun von Vakuolen durchsetzt und der dunkel färbbare Kern oft von unregelmässiger Form. — Als Regenerationsstadium kann man die erste Phase bezeichnen, doch ist dabei immer im Auge zu behalten, dass nur das Sekret, nicht das Gerüst regeneriert wird.

Kantendrüsenzellen. Eine spezielle Form der Eiweisszellen stellen die Kantendrüsenzellen vor. Sie sind sehr lang, aber fadenartig schlank, mit nur wenig verdicktem kernhaltigem Ende, und verästeln sich. Die Sekretkörner sind in den Aesten oft nur in einer Reihe angeordnet, im übrigen denen der grossen Körnerzellen gleich. Differenzen in der Färbung zwischen unreifen und reifen Sekretkörnern liessen sich nicht beobachten.

Nervensystem.

Das Nervensystem zeigt zwei longitudinale Hauptstämme, deren Lage in der Uebersicht angegeben wurde. Sie stehen untereinander durch Kommissuren in Verbindung, deren Zahl grösser ist, als die der Darmäste, und die wieder durch Anastomosen sich verknüpfen. Wo sie von den Markstämmen entspringen, gehen auch nach den Körperseiten hin seitliche Nerven ab, die, wie die Kommissuren, dicht einwärts von der Längsmuskellage verlaufen. Es entspringen hier ferner dorsalwärts aufsteigende Aeste, deren weiterer Verlauf unbekannt ist. Ein dorsal, gleichfalls einwärts dicht an der Längsmuskulatur gelegener, Nervenplexus scheint mit den Seitennerven zusammenzuhängen. Von allen erwähnten Stämmen, Nerven und Geflechten gehen feine Aeste an die Muskulatur und zum Epiderm, wo sie Endverästelungen bilden.

Auf dem Querschnitt erscheint jeder Hauptstamm als ein Strang von Nervenfasern, die zum Teil von ziemlich beträchtlicher Dicke sind und durch ein netzartiges Gewebe, das mit dem Bindegewebe zu-

sammenhängt und als Hüllgewebe zu deuten ist, zusammengehalten werden. Es gelang durch Eisenhämatoxylinschwärzung Gliafasern mit den zugehörigen Zellen nachzuweisen.

Nicht selten ist ein Hauptstamm durch derbere Bindegewebszüge, in denen dorsoventrale Muskelfasern eingebettet sind, in zwei Unterstämme aufgelöst; doch handelt es sich hierbei nur um eine lokale Spaltung.

Nervenzellen finden sich sowohl in den Hauptstämmen als in den abgehenden Nerven und im peripheren Plexus. An den Hauptstämmen liegen sie besonders am Ursprung der Nerven, den Fasersträngen an- oder eingefügt. Hier finden sich auch neuropilartige Geflechte feinster Faserverzweigungen eingelagert, so dass die betreffenden Stellen als ganglienartige Anschwellungen aufzufassen sind.

Von Nervenzellen wurden speziell aus dem Hirn, doch auch von den übrigen Centren, durch R. Monti, mittelst der Golgimethode folgende Formen beschrieben. Bipolare Zellen senden einen einfachen oder sich teilenden Fortsatz zur Peripherie, wo er im Epiderm Endverästelungen bildet; der zweite Fortsatz verläuft im Centrum auf verschieden weite Entfernung, teilt sich gelegentlich, wobei der eine Ast durch einen Nerven austreten kann, und giebt Lateralen ab, die sich wieder kurz verästeln, oder löst sich in reiche Endgeflechte auf. An manchen bipolaren Zellen gehen beide Fortsätze zur Peripherie und zwar zu verschiedenen Körperseiten; von dem einen (gemischten) Fortsatz entspringt eine central verlaufende Nervenfaser. Bei multipolaren Zellen ist zwischen Hauptfortsätzen die zur Peripherie verlaufen und Nebenfortsätzen, die sich im Neuropil verästeln, zu unterscheiden. Grosse unipolare Zellen, deren Fortsatz in den centralen Stämmen verbleibt und auf gewissen Strecken sich verästelnde Lateralen abgiebt, sind wohl mit den Kolossalzellen der höheren Würmer und Nemertinen zu vergleichen. Schliesslich lassen sich auch in den peripheren Geflechten multipolare Zellen unterscheiden, unter deren Fortsätzen ein Teil sich im Epiderm aufästelt, während andere, meist zwei, sich zur Muskulatur oder in die centralen Stämme begeben und in letzteren Lateralen abgeben. Von diesen ableitenden Fortsätzen können aber auch wieder Zweige zum Epiderm abgehen, um sich hier aufzuästeln. Kurz, das Bild des Nervensystems ist ein kompliziertes und noch nicht völlig aufgeklärtes; die Unterscheidung von Rezeptoren und Effektoren erscheint oft schwierig.

Augen (*Euplanaria gonocephala*).

Die weit vorn über dem Gehirn und nahe dem dorsalen Epiderm gelegenen Augen (Fig. 319) bestehen aus einem Pigmentbecher, der eine Kugelschale mit weitem Ausschnitt bildet, und aus der Retina, welche den Hohlraum des Bechers ausfüllt. Man unterscheidet im Becher die percipierenden Endkolben der Retinazellen, deren Zellleiber ausserhalb liegen; ferner Glia und spärliches Hüllgewebe (?). Jedes Auge stellt ein vom Epiderm stammendes Bläschen mit einseitig stark verdickter und ins Innere vorgestülpter Wandung (Retina) dar. Die Retinateile beider Augen sind voneinander ab-, gegen die Seiten des Tieres und ein wenig gegen oben hingewendet.

Pigmentbecher. Der Pigmentbecher besteht aus einer Schicht kubischer Zellen, deren ovale Kerne basal, d. h. gegen aussen hin,

gelagert sind. Das Sarc ist von gelbbraunen, gleich grossen Pigmentkörnern dicht erfüllt, vor allem gegen die Innenseite des Bechers hin, spärlicher in der Umgebung der Kerne. Die Zellterritorien markieren sich oft durch leichte Vorwölbung der Endfläche.

Retina. Die Retina wird von eigenartig gebauten Sehzellen gebildet, deren Zellkörper ausserhalb des Auges liegt, im Umkreis

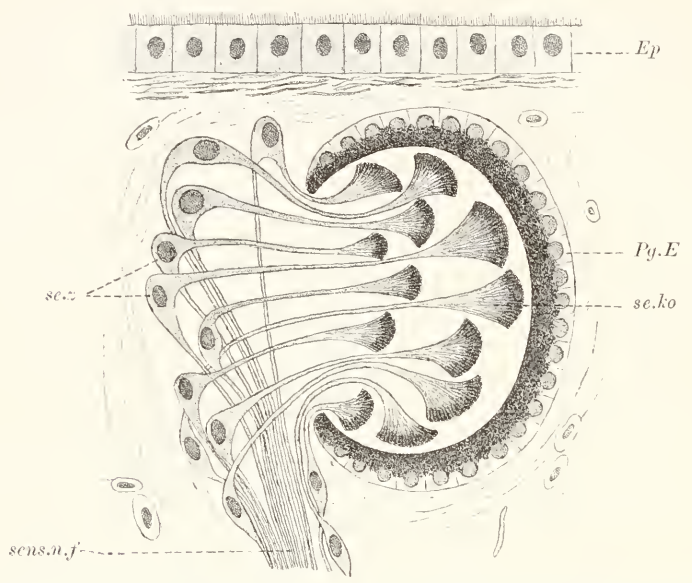


Fig. 319. *Euplanaria gonocephala*, Auge. *Ep* Epiderm, *Pg.E* Pigmentepithel, *se.z* Sehzellen, *se.ko* Sehkolben, *sens.n.f* sensible Nervenfasern. Nach Hesse.

einer nervösen Fasermasse, die an die Oeffnung des Pigmentbechers angefügt ist. Innerhalb des Bechers liegen die kegelförmigen Endkolben, welche mit den Zellkörpern durch faserartige Abschnitte in Verbindung stehen. Aus diesen distalen faserartigen Abschnitten und zugleich aus den sensiblen Nervenfasern, welche vom Zellkörper zum Gehirn verlaufen und den Augennerv bilden, setzt sich die erwähnte Fasermasse zusammen (Hesse 97). Diese eigentümliche Durchflechtung beider Teilgebilde der Retinazellen ergiebt sich aus der oft auffallenden Form letzterer; an den dorsalwärts gelegenen Zellen ist der Körper kniartig gebogen, so dass der perceptorische Fortsatz nicht in entgegengesetzter Richtung, sondern unter rechtem oder sogar unter spitzem Winkel zum Axon verläuft. Bei den weiter ventralwärts gelegenen Zellen ist die Krümmung geringer oder fehlt ganz. Nur selten liegt eine Retinazelle direkt in der Fasermasse drin. Die Zellen sind im allgemeinen spindelförmig; sie umschliessen einen rundlichen oder ovalen bläschenförmigen Kern mit deutlichem Nucleolus und zeigen ein dichtes Sarc, das auf der einen, basalen, Seite in den Axon, auf der anderen, distalen, in den perceptorischen Fortsatz ausläuft. Letzterer wird von dicht gestellten, längs verlaufenden feinen Fibrillen gebildet; er tritt in den Pigmentbecher ein und schwillt hier, entweder sofort oder in grösserer Tiefe desselben, zu einem kurzen Endkegel an, dessen distale freie Fläche konvex gekrümmt

ist. Die Fibrillen des faserartigen Abschnittes divergieren leicht in dem Endkegel und sind hier lockerer in einer homogenen Zwischensubstanz verteilt, daher leichter wahrnehmbar. Sie laufen in stiftartige Endabschnitte aus (Hesse), die insgesamt den lichtempfindlichen Teil des Kegels bilden. Die Kegel füllen die ganze Höhlung des Pigmentbechers aus, sind nur von Glia und sehr schmalen hellen Scheiden getrennt (siehe unten), und wenden sämtlich ihren lichtempfindlichen Endsaum gegen die pigmentierte Wand des Bechers hin (inverses Auge).

Glia. Die in den Nervenbahnen nur als feine Fäden nachweisbaren Gliafasern erscheinen in der Umgebung der distalen faserartigen Abschnitte der Retinazellen als dünne Scheiden (Fig. 320), die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen. Jede Scheide ist, wie sich hie und da erkennen lässt, kein völlig homogenes Gebilde, sondern besteht aus dicht gelagerten Fibrillen. Am Endkolben trennen sich diese und bilden um dessen proximalen Bereich ein zierliches Endkörbchen, das aus dichotom sich auflösenden Fibrillen besteht, die äusserst fein auslaufen und am distalen Kolbenabschnitte sich verlieren.

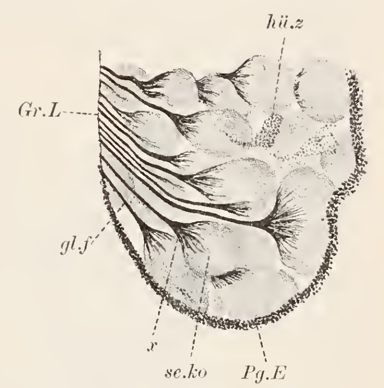


Fig. 320. *Euplanaria gonocephala*, Stück eines Augenschnittes. *Gr.L* Grenzlamelle, *Pg.E* Pigmentepithel (angedeutet), *se.ko* Sehkolben, *gl.f* Gliafaser, *x* Endverästelung derselben, *hü.z* Hüllzelle (?).

Hüllgewebe. Zunächst ist eine zarte Lamelle zu erwähnen, welche die Oeffnung des Pigmentbechers abschliesst und von den Endteilen der Retinazellen, mitsamt ihren Gliascheiden, durchsetzt wird (Sieblamelle). Sie wird vom Bindegewebe geliefert und verliert sich ausserhalb der Pigmentzellen, steht wohl auch in Verbindung mit den dünnen Zügen von Bindegewebe, welche die nervöse Fasermasse an der Bechermündung durchsetzen und gelegentlich auch Muskelfasern eingelagert zeigen. Im Innern des Auges bemerkt man körnige Züge nahe der Sieblamelle zwischen die Endkolben eingebettet; die Körner liegen in einer homogenen hellen Substanz, welche, wie schon oben erwähnt, alle Kegel als schmaler Saum umgiebt und wohl mit dem Enchym des Bindegewebes zusammenhängt. Kerne wurden in derselben nicht gefunden. Dieses zarte Gewebe ist vielleicht als Hüllgewebe zu deuten.

Enteroderm.

An Schnitten durch die vordere Körperregion trifft man in der Mitte den vorderen Darmschenkel, von dem paarig oder unpaar gestellte Aeste, die sich wieder verästeln, nach den Seiten hin abgehen. Es entspringen jederseits etwa 10—15 solcher Aeste, deren Zahl geringer ist als die Zahl der entsprechend gelegenen Nervenkommissuren. Schnitte weiter rückwärts zeigen zunächst die Ursprungsstelle aller drei Darmschenkel am vorderen inneren Ende des longitudinal gestellten Pharynx, der in einer besonderen, vom

Epiderm ausgekleideten Tasche, der Pharynxtasche, liegt und dessen Epithel (Stomoderm) ektodermalen Ursprungs ist. Noch weiter rückwärts trifft man den Pharynx mit den beiden hinteren Darmschenkeln, und im letzten Körperdrittel nur die beiden letzteren, die sich ähnlich, nur nicht so reich wie der vordere, verzweigen. Besonders die gegen innen gewendeten Aeste sind schwach entwickelt.

Das Enteron wird von einer dünnen Grenzlamelle gegen das Bindegewebe abgegrenzt. Zarte longitudinal verlaufende Muskelfasern legen sich innig an und sind mitsamt der Lamelle als Entopleura aufzufassen.

Das Enteroderm ist in den Darmschenkeln und deren Aesten überall gleichartig beschaffen und besteht aus Nährzellen, zwischen welche in geringer Menge Eiweisszellen eingeschaltet sind (Fig. 321).

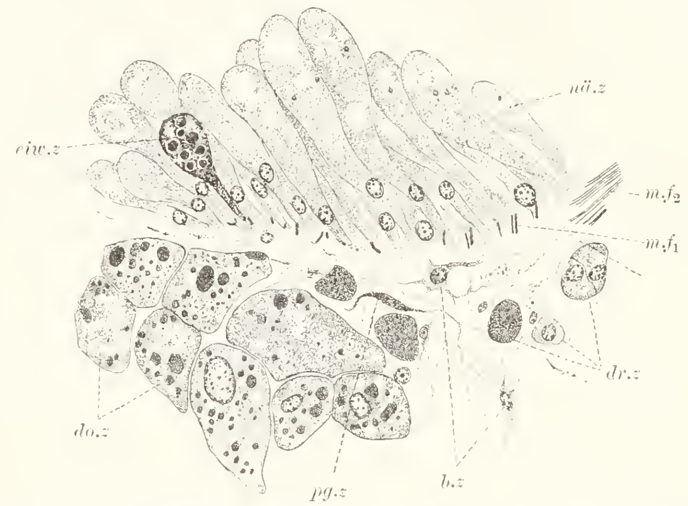


Fig. 321. *Dendrocoelum lacteum,* Stück eines Quersehnitts. *nä.z* Nährzellen eines Enterondivertikels, *eiw.z* Eiweisszellen desselben, $m.f_1$ Muskelfasern der Entopleura, $m.f_2$ Muskelfasern des Pleroms, *b.z* Bindezellen, *pg.z* Pigmentzelle, *do.z* Dotterzellen.

Nährzellen. Die Nährzellen sind im allgemeinen von cylindrischer Form, mit leicht kolbig geschwelltem distalem Ende, das abgerundet in das Darmlumen vorspringt. Am regelmässigsten gestaltet sind sie an Tieren, die einige Zeit gehungert haben. Ihr Sarc erscheint an diesen auch am dichtesten und ist deutlich längsfädig struiert. Wimpern fehlen. Bei Erfüllung mit Nährstoffen ist die Gerüstanordnung eine lockere und man unterscheidet eine längsstreifige Membran, von einem inneren Maschenwerke, in welches Körner verschiedener Grösse eingelagert sind. Basal ist die Beschaffenheit des Sarcs am dichtesten. Die Verdauung ist eine intracelluläre (Metschnikoff). Bei Anwesenheit eines Beuteobjektes im Darme verlieren die Nährzellen ihre regelmässige Begrenzung; sie umfliessen jenes mittelst Pseudopodien, die allerdings bei *Dendrocölum* noch nicht, dagegen bei anderen Turbellarien, beobachtet wurden, und nehmen die zerfallenden Stoffe, soweit sie assimilierbar sind, in Gestalt von Ballen und Oeltropfen, auf; auch Unverdauliches gelangt in die Zellen, um dann wieder ausgestossen zu werden. Man trifft auf Muskelstücke, Borsten

etc. Bei voller Verdauung ist es unmöglich in jenen Plasmamassen, welche die Beute umgeben, Zellgrenzen nachzuweisen. Auch die Kerne des Beutetiers finden sich in den Nährzellen wieder, wo sie jedenfalls assimiliert werden. Bekannt ist ferner die Aufnahme von Farbstoffen (Karmin), die gelöst und an anderer Stelle wieder ausgestossen werden. Exkretkörner wurden von manchen Turbellarien als dunkle oder gelbbraune kleine Körper beschrieben.

Eiweisszellen. Die nur vereinzelt vorhandenen Eiweisszellen zeigen kolbenförmige Gestalt, mit schmalem basalen und verschieden stark erweitertem distalen Abschnitte. Sie sind gewöhnlich etwas weniger lang als die Nährzellen, erreichen aber das Darmlumen. Ihr Sarc färbt sich auffallenderweise immer mit Hämatoxylin blau, so dass der im basalen Teil gelegene Kern oft nicht leicht zu unterscheiden ist. Es enthält Waben sehr verschiedener Grösse, in denen entweder nur hyaline Substanz oder runde Sekretkörner von gleichfalls sehr verschiedener Grösse liegen, die sich mit Säurefuchsin rötlich färben. Nach diesen Körnern ist die Beurteilung der Zellen möglich; die Blaufärbung des übrigen Sarcs erklärt sich vermutlich aus dem Gehalt an jugendlichen Sekretkörnern, die bei Eiweisszellen oft basophil sind. Ein fädiges Gerüst ist, wohl der lebhaften Färbbarkeit des Sarcs wegen, nicht zu unterscheiden.

Bei völliger Entleerung des Sekretes stellen die Zellen gelegentlich nur schmale blaue Cylinder vor, in denen auch Vakuolen nicht oder nur spärlich vorkommen. Die Sekretkörner wachsen zu beträchtlichen Dimensionen heran, wobei sie an Färbbarkeit verlieren und in eine feine Granulation zerfallen.

Muskulatur.

Zu unterscheiden ist zwischen der kräftig entwickelten Muskulatur der Ektopleura und Mesopleura, sowie der am Enteron sehr zart entwickelten Muskulatur der Entopleura; in allen Fällen ist aber die Beschaffenheit der Fasern dieselbe. Es sind glattfaserige Elemente, deren Myofibrillen sich bei den grösseren Fasern in Form einer Schlauchwand um eine innere Sarcachse anordnen. Die Muskelfasern der Ektopleura enden in den meisten Fällen einfach zugespitzt, die dorsoventralen Fasern der Mesopleuralmuskeln dagegen lösen sich pinselartig in feine Endzweige auf, die an der Grenzlamelle des Epiderms inserieren. Im einzelnen ist die Verteilung der Muskelfasern folgende.

Ektopleura. Zu äusserst, unmittelbar an der dermalen Lamelle, liegt eine einfache Schicht von Ringmuskelfasern. Darauf folgt, dicht benachbart, eine Lage von Diagonalfasern, die auf der dorsalen Seite schwächer entwickelt ist. Als Hauptlage erscheint die der Längsfasern, welche die weitaus meisten und kräftigsten Fasern enthält; sie sind zu Bündeln angeordnet, die an der Bauchseite voluminöser als dorsal erscheinen. Alle Fasern werden von einem spärlichen Bindegewebe eingescheidet.

Entopleura. Eine einfache Lage zarter Muskelfasern verläuft longitudinal an den Darmästen. Auf die starke Entwicklung der Muskulatur am Pharynx kann hier nicht näher eingegangen werden.

Mesopleura. Zweierlei Systeme von Muskelfasern sind hierherzustellen. Erstens dorsoventrale Fasern, die meist zu Bündeln

vereinigt zwischen den Darmästen verlaufen und die Hautmuskulatur durchsetzen; sie sind ganz seitwärts im Körper loser verteilt und hier am besten im ganzen Verlaufe zu überschauen. Zweitens transversale Fasern, die auf der ventralen Seite, einwärts von der Längsmuskellage, in loser einschichtiger Anordnung verlaufen, und dorsal ganz fehlen. Während die Hauptstämme des Nervensystems einwärts von ihnen liegen, sind die Kommissuren nach aussen zu verschoben.

Die Muskelfasern sind von ellipsoidem Querschnitt und lassen eine von Myofibrillen gebildete Rinde und eine helle Sarcachse unterscheiden. Die Fibrillen sind in der Rinde, wie es scheint, zu radial gestellten Leisten geordnet; entsprechend der pinselartigen Verzweigung lösen sich die dorsoventralen Fasern in Fibrillenbündel auf, die bis zur Grenzlamelle unter dem Epiderm verlaufen und hier undeutlich werden.

Die zu den Fasern gehörigen Kerne lassen sich mit den gewöhnlichen Methoden nicht sicher nachweisen, da sie der Faser nicht unmittelbar angefügt sind, vielmehr in einem spindelförmigen Zellkörper liegen, der nur durch einen Fortsatz mit der Faser zusammenhängt. Allein durch die vitale Methylenblaufärbung konnte bis jetzt die Zugehörigkeit der Fasern zu Zellen festgestellt werden (Blochmann und Bettendorf (95), Jander (97)). Jede Faser wird von einer Zelle gebildet. Die Zelle ist lebend von Spindelform, abgetötet weniger regelmässig gestaltet. Sie giebt an beiden Enden einen Fortsatz ab, deren einer von wechselnder Stärke ist und an die Faser unter spitzem oder auch rechtem Winkel herantritt (Muskelfortsatz), während der andere, der gelegentlich in der Zweizahl vorliegt und sich teilen kann, nach verschieden langem Verlaufe undeutlich wird; vermutlich steht er zum Nervensystem in Beziehung (Nervenfortsatz; siehe darüber bei Cestoden). — Von den Muskelfasern gehen ausser dem Fortsatz zum Myoblasten oft noch andere kurze feine Fortsätze an beliebigen Stellen ab, die mit einer leichten Anschwellung enden. Die Bedeutung dieser Seitenfortsätze ist unbekannt.

Sowohl das Sarc der Zellkörper, wie auch die Achse der Faser, zeigt bei vitaler Methylenblaufärbung blaue Körner in Längsreihen eingelagert, die bei anderen Methoden nicht zu erkennen sind.

Jede Faser ist von einer sehr dünnen, eng anliegenden Scheide umgeben, die sich durch Hämatoxylin färbt. Die Scheiden stehen in direktem Zusammenhange mit dem Maschenwerke des Bindegewebes, von dem sie gebildet werden.

Bindegewebe.

Das Bindegewebe erfüllt alle Lücken zwischen den Organen und umspinnt jede einzelne Muskelfaser; im grossen Ganzen ist es ziemlich spärlich entwickelt, am reichlichsten noch im Bereich der dorsoventralen Fasern (sekundäres Plerom; siehe bei *Taenia*). Vor allem fehlen derbere Bindesubstanzbildungen, mit Ausnahme der Grenzlamelle unter dem Epiderm. Die Grenzlamellen gegen das Enteron und gegen die Hodenbläschen hin sind überhaupt nur schwierig nachweisbar. Hier wird zunächst das Bindegewebe von *Dendrocölum* und dann die dermale Lamelle von *Planocera*, die für eine genauere Untersuchung besonders günstig ist, besprochen.

Das Bindegewebe erweist sich bei guter Konservierung aufgebaut aus einem äusserst feinen lamellösen Maschenwerke (Grundsubstanz), in dessen Lücken ein hyalines, völlig klares Enchym eingebettet ist (Enchym-Grundgewebe). Die genauere Untersuchung des Maschenwerkes, die am besten an Eisenhämatoxylinpräparaten erfolgt, lässt ein zartes plasmatisches Reticulum, das sich schwarz färbt, von der blassgelblichen homogenen Grundsubstanz, welche dem Reticulum den lamellösen Charakter verleiht, unterscheiden. Bei anderen Färbungen sind beiderlei Bildungen nicht scharf auseinanderzuhalten, weil sie die Farbstoffe entweder in gleicher Weise annehmen oder ungefärbt bleiben. Die Grundsubstanz ist nur in sehr geringen Mengen vorhanden, so dass im wesentlichen das Bindegewebe ein Enchymgewebe vorstellt. Nur in der dermalen Grenzlamelle (siehe unten) ist sie reichlicher entwickelt. Bei schlechter Konservierung schrumpfen die zarten Maschen zu kräftigen, leicht färbbaren Wabenwandungen in der Umgebung grösserer hyaliner Räume zusammen. Oft findet sich in diesen künstlich durch Zusammenfluss vieler normaler Waben entstandenen Räumen ein feines körniges Gerinnsel (Böhmig), das vielleicht als zerstörtes feinstes Gerüstwerk oder auch als Niederschlag der Lymphe aufzufassen ist. Ohne Zweifel hat das Enchym die ernährende Funktion der Lymphe, indem sich die vom Darm gebildeten flüssigen Nährstoffe in ihm verbreiten.

Die Form der Bindezellen ist nicht leicht genauer festzustellen. Es sind stark verästelte Zellen (Fig. 321) mit undeutlich begrenztem Zellkörper; gewöhnlich scheint der rundliche Kern, der einen Nucleolus enthält, direkt in das Reticulum eingelagert, ohne dass ein Zellkörper in seiner Umgebung scharf markiert hervorträte. Die hellen, vom Reticulum umschlossenen, Räume dürften jedenfalls unter einander zusammenhängen (Böhmig).

Zellgrenzen sind im Bindegewebe der Turbellarien nur ausnahmsweise nachweisbar (Böhmig (91)). Aus den Befunden Jijimas, Langs u. a. an Embryonen ergiebt sich aber die Ableitung des scheinbar zusammenhängenden Reticulums von kompakten Mesodermzellen, deren Sarc durch das in Vacuolen auftretende Enchym aufgelockert wird. Bei fortschreitender Vascularisierung der Zellen kommt es zur Auflösung der Zellgrenzen und zur Bildung der lockeren Maschen; zur Festigung des überaus zarten Gerüsts dient weiterhin die Abscheidung der allerdings nur minimal entwickelten Grundsubstanz, welche in Lamellenform die Fasern des Reticulums verbindet.

Die dermale Grenzlamelle ist bei *Planocera* dicker als bei *Dendrocölum*; sie ist bei allen Polycladen stark entwickelt und soll daher von ersterer Form besprochen werden. Sie besteht aus äusserst gleichmässig flächenhaft verlaufenden, homogenen Schichten von Grundsubstanz, etwa sechs bis zehn an der Zahl, die sich mit der van Gieson-färbung intensiv röten, mit Eisenhämatoxylin ungefärbt bleiben. Zwischen den Schichten verlaufen sehr zarte, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzende Linien, die plasmatischen Charakters sind und sowohl untereinander durch quergespannte Linien, als auch mit dem Maschenwerke des Bindegewebes in Zusammenhang stehen. Kerne fehlen in der Grenzlamelle vollständig. Die Lamelle wird von den Ausführwegen der Drüsenzellen durchsetzt, die, bei völliger Sekretverquellung, als helle Kanäle erscheinen können. Schliesslich lassen sich noch an günstigen Präparaten feine Nervenfaserzüge nachweisen, die durch die Lamelle

hindurch ins Epiderm eindringen. Ueber Lymphkanälchen siehe bei Epiderm.

Gonaden.

Es seien hier nur die Hodenbläschen und die Dotterstöcke berücksichtigt, die man auf Schnitten vor dem Pharynx antrifft. Die Dotterstöcke sind an noch nicht geschlechtsreifen Tieren sehr dünne Zellstränge, die zunächst nur von einer einzigen Zellreihe (Jijima) gebildet werden und leicht zu übersehen sind. Später verdicken sie sich bei Ausbildung der Dotterzellen beträchtlich und fallen leicht ins Auge. Umgekehrt sind die Hodenbläschen am mächtigsten vor der völligen Geschlechtsreife entwickelt, dagegen neben den reifen Dotterstöcken oft nur noch rudimentär nachweisbar.

Die Dotterstöcke stellen verzweigte Aeste der Ovidukte dar; die Hodenbläschen stehen durch enge Vasa efferentia mit dem paarigen Vas deferens in Verbindung.

Hodenbläschen. Junge Hodenbläschen zeigen peripher kubische Zellen, die als Urgenitalzellen anzusprechen sind, während der Innenraum von Spermogonien ausgefüllt ist. Je reifer die Bläschen, um so weniger Urgenitalzellen sind nachweisbar (Fig. 322). Dagegen sieht man an guten Präparaten immer stark abgeplattete, leicht buckelförmig in der Mitte vorspringende Zellen der einhüllenden Grenzlamelle aufliegen, die auch den Vasa efferentia zukommen und wohl nicht als Urgenitalzellen, sondern als indifferente Cölothelzellen aufzufassen sind. Jedes Bläschen repräsentiert einen Cölarraum (Gonocöl) (siehe im allgemeinen Teil bei Organologie und Architektonik näheres). Die Urgenitalzellen zeigen immer einen dunkel sich färbenden, dicht gekörnten Kern und auch ein dichtes, leicht färbbares Sarc. Bei der Vermehrung drängen sich die Tochterzellen, die die periphere Lage wahren, dicht nebeneinander. Indem Urgenitalzellen sich ablösen, ins Innere einsinken und sich nun in leicht feststellbarer mitotischer Weise teilen, entstehen die Spermogonien (Ursamen). Diese sind lockerer struiert, der Kern ist etwas grösser und zeigt sich meist erfüllt von schleifenartigen Nucleomiten, deren Zahl nicht festgestellt wurde. Jede Urgenitalzelle liefert eine Spermogenne, deren Elemente untereinander durch Zellkuppeln in Verbindung stehen. Nach Abschluss der Spermogonienteilungen liegen die Muttersamen vor, die durch die rasch sich abspielenden, unmittelbar aufeinander

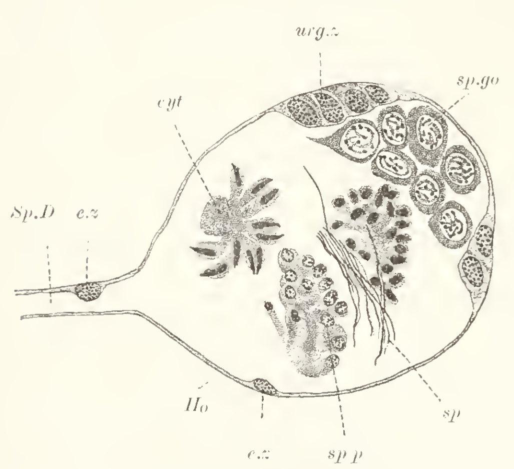


Fig. 322. *Dendrocölum lacteum.* Hodenbläschen (*Ho*) und Spermoduct (*Sp.D*). *urg.z* Urgenitalzellen, *sp.go* Spermogonien, *sp p* Spermopaeden, *sp* Spermienschwänze, *cyt* Cytophor, *e.z* Epithelzellen des Hodenbläschens und Spermoducts.

folgenden Reifeteilungen in die Tochtersamen und eigentlichen Samen zerfallen. Die Reifeteilungen trifft man am seltensten an. Sie unterscheiden sich von den Teilungen der Spermogonien durch das Auftreten heterotypischer Nucleomiten, deren genauere Beschaffenheit und Zahl nicht studiert wurde. Tochtersamen und Samen sind beträchtlich kleiner als die Muttersamen; sie erscheinen dicht gedrängt im Umkreis einer grossen Sarcmasse, die sich aus den Zellkuppeln entwickelt zu haben scheint und als Cytophor bezeichnet wird. Ein Kern ist in dem Cytophor nie zu sehen, dieser deshalb nicht als selbständige Fusszelle aufzufassen. Die jungen Samen oder Spermien entwickeln sich zu den reifen Samen durch eine Reihe im einzelnen noch nicht genauer studierter Vorgänge. Es vollziehen sich Veränderungen am Kern, indem zunächst die heterotypischen Elemente der letzten Samenzellteilung sich zum homogenen Samenkern vereinigen und dieser dann beträchtlich in die Länge wächst. Die helle Kernlymphe tritt aus dem sich verdichtenden Kern in Form einer Vakuole aus. Auf die Umbildungen des Sarcs kann hier nicht eingegangen werden. Erwähnt sei noch, dass die sich ausbildenden Spermien dem Cytophor, der vermutlich zu ihrer Ernährung dient, anliegen, bis sie als fertige Spermien das Bläschen verlassen.

Dotterstöcke. Die Dotterstöcke bestehen bei der Anlage aus kleinen Urgenitalzellen, deren Sarc und Kern sich leicht färbt und von dichter Beschaffenheit ist. Heranwachsend nehmen die Urgenitalzellen den Charakter von Dotterzellen an. Ihr Sarc lockert sich auf und zwischen den nun unterscheidbaren Gerüstfäden, die mit Eisenhämatoxylin sich gelegentlich gut färben lassen, treten kleine runde Dotterkörner (Fig. 321) von gelblicher Färbung und lebhaftem Glanze auf, die nach und nach an Grösse beträchtlich zunehmen.

Die reife Dotterzelle hat ein sehr locker-maschiges Gerüst innerhalb der immer deutlich hervortretenden Zellgrenzen; der Kern ist grösser als zuerst und liegt mittelständig. Beim Heranwachsen ordnen sich die Zellen epithelartig im Umkreis eines auftretenden Lumens, in welches sie später einsinken, um zuletzt in die Ovidukte entleert zu werden.

Cestoda.

Taenia saginata Goeze.

Uebersicht.

Bei Gelegenheit der übersichtlichen Besprechung des Bandwurmquerschnitts wird auf einzelne Teile (Epiderm, Füllgewebe, Niere) näher eingegangen werden. Der Querschnitt hat regelmässige Bandform (Fig. 323); dorsal und ventral ist äusserlich nicht zu unterscheiden. An den Seiten ist er abgerundet gekantet. Aussen liegt eine derbe Cuticula, die zu einer ins Bindegewebe eingesenkten, im ganzen Umkreis des Schnittes entwickelten, Zellschicht (Epiderm) gehört. Während bei den Turbellarien nur die Drüsenzellen profundoepithelial liegen, ist dasselbe hier auch bei den Deckzellen (Blochmann) der Fall und in echt epithelialer Lage, zwischen Cuticula und Grenzlamelle, verbleibt nur eine sehr dünne deckende Schicht zurück, die sich scharf von der Cuticula, unscharf dagegen von der Grenzlamelle, abhebt.

Im einzelnen sind die Strukturverhältnisse an der Oberfläche (Fig. 324) des Tieres folgende. Die dicke Cuticula erscheint gewöhnlich homogen; man unterscheidet an ihr eine dünne Aussenlage, die sich besonders intensiv färbt, von der viel dickeren Hauptlage, die sich gegen innen scharf von einem sehr schmalen hellen Aussensaum der Zellen absetzt. Der Aussensaum wird innen begrenzt von der gleichfalls sehr dünnen deckenden Schicht des Epiderms, welche sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt und direkt der Grenzlamelle aufliegt. Die letztere wird durch die van Gieson-Färbung rot tingiert. Einwärts von der Lamelle findet sich die mehrschichtige Lage der Ringmuskulatur und dann folgen die voluminösen cylindrischen Zellkörper (aufrechte Teile) der Deckzellen, die von einander durch Bindegewebe getrennt sind und zwischen welche sich auch, dicht unter der Ringmuskulatur, Längsmuskelfasern einschieben. Die aufrechten Zellteile stehen mit der deckenden Schicht, die, wie es scheint, den Charakter einer Limitans hat und in der Zellgrenzen nicht nachweisbar sind, durch Fäden, welche die Ringmuskellage und Grenzlamelle durchsetzen, in Zusammenhang; auch der Aussensaum wird von den Fäden durchsetzt und es lässt sich an günstigen Stellen selbst nachweisen, dass die Fäden in die Cuticula eintreten und diese der Quere nach, in allerdings undeutlicher Weise durchsetzen. Zwischen den zarten Cuticularfibrillen liegt Kittsubstanz, welche die Grundstruktur meist völlig verdeckt. Es kommen auch reichlich dünne helle Kanälchen in der Cuticula vor, die emporsteigen, sich verzweigen können und, wie es scheint, nach aussen, durch die Aussenlage hindurch, ausmünden. Einwärts stehen sie mit dem hellen Aussen-

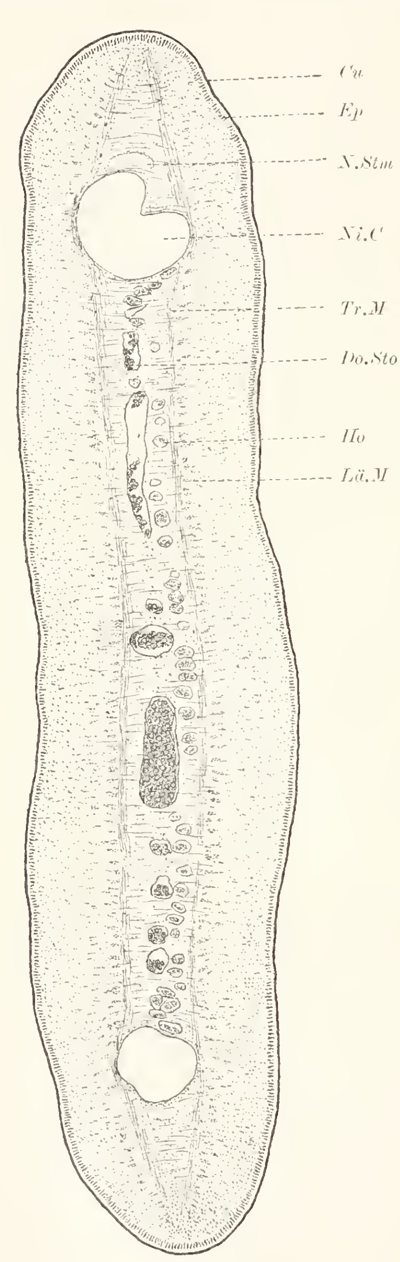


Fig. 323. *Taenia saginata*, Querschnitt. *Cu* Cuticula, *Ep* Epiderm, *N.Stm* Hauptnervenstamm, *Ni.C* Nierenkanal, *Do.Sto* Dotterstock, *Ho* Hoden, *Lä.M* Längsmuskulatur, *Tr.M* Transversalmuskulatur.

saum über der deckenden Schicht in Zusammenhang und durchsetzen, wie es scheint, auch die Grenzlamelle und Ringmuskulatur; sie dürften der Aufnahme der Nahrungssäfte dienen. Als blosse Kunstprodukte sind sie in Hinsicht auf die übrigen neben ihnen entwickelten

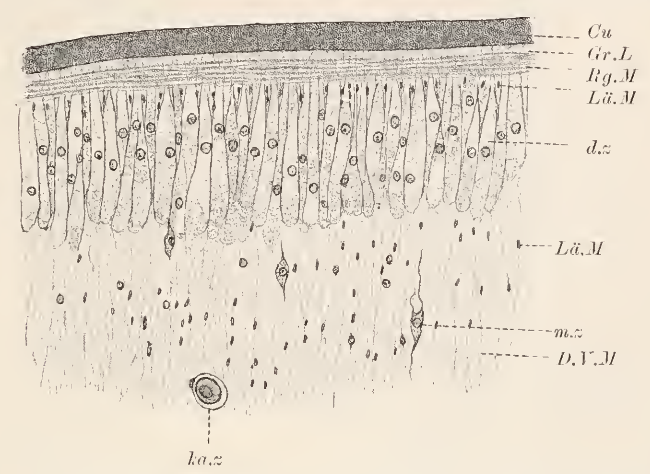


Fig. 324. *Taenia saginata*, Stück eines Querschnitts. *Cu* Cuticula, *Gr.L* Grenzlamelle, *d.z* Deckzellen, *Rg.M* Ringmuskulatur, *Lä.M* Längsmuskulatur, *D.V.M* Dorsoventralmuskulatur, *m.z* Muskelzelle, *ka.z* Kalkzelle.

Strukturen nicht anzusehen; immerhin muss hervorgehoben werden, dass durch Reagenzieneinfluss die Cuticula stark aufgelockert werden kann, so dass sie an Dicke gewinnt, unregelmässige äussere Begrenzung zeigt und ganz aus einem Maschenwerk, von oft beträchtlicher Weite der Maschen, aufgebaut erscheint. Bei diesen Bildern dürfte es sich um eine Verquellung der Kittsubstanz handeln.

Drüsenzellen gehen dem Epiderm vollständig ab, dagegen wurden bei verwandten Formen Sinneszellen gefunden (Zernecke), die wohl auch der *Taenia saginata* zukommen und als spindelförmige Elemente mit kurzem distalem Sinnesfortsatz und langem nervösem basalen Fortsatz, der zum subepithelialen Plexus oder zu den Nervenstämmen verläuft, zwischen die Deckzellen eingelagert sind. Sie sind nur mittelst der Ehrlich'schen Methylenblau- und der Golgi'schen Silbermethode nachweisbar. Der Sinnesfortsatz verläuft bis zur Cuticula, tritt hier in einen bläschenförmigen Hohlraum derselben ein, den er durchsetzt, am Ende desselben mit plattenartiger Verbreiterung endet und einen Sinnesstift trägt, der etwa halb so lang als das Bläschen ist. Von den Sinneszellen gehen auch feine seitliche Fortsätze ab, von denen einzelne sich zu dem subepithelialen Plexus begeben und vielleicht mit Muskeln in Verbindung stehen. Es würde sich hier also um motorische Fortsätze von Sinneszellen handeln.

Zwischen den Zellen des Epiderms steigen die Endverästelungen vieler Nervenfasern empor, welche dem subepithelialen Nervenplexus (siehe unten) angehören und teils von hier gelegenen Nervenzellen (Fig. 325), teils von Zellen der inneren Stämme ausgehen. Sie laufen in feine Zweige aus, bilden auch vielfach regelmässig verästelte Endbäumchen, die unter der Cuticula enden (Zernecke).

Das Nervensystem zeigt als Hauptteile (centrales Nervensystem) zehn Längsstämme, von denen am mächtigsten die beiden Seitenstämme entwickelt sind. Sie liegen lateralwärts, dicht neben den grossen Nierenkanälen und haben auf dem Querschnitt die Form einer aufrecht stehenden Ellipse. Ihnen liegen unmittelbar dorsal und ventral, noch innerhalb der Transversalmuskulatur, die beiden schwachen Begleitstämme an. Ferner finden sich zwei dorsale und zwei ventrale Stämme von geringer Stärke, die ausserhalb der Transversalmuskulatur, ihr eng benachbart, liegen und sich in gleichmässigen Abständen von den Seitenstämmen verteilen. Alle zehn Längsstämme stehen untereinander durch dicht aufeinander folgende Kommissuren, die auswärts an der Transversalmuskulatur verlaufen, in Verbindung. Von den Längsstämmen strahlen feine Nerven zur Peripherie aus, in denen einerseits die motorischen Fasern vom Centrum zu den Muskelfasern, andererseits die sensiblen Fasern von aussen her zum Centrum verlaufen. In allen Stämmen und Nerven sind Nervenzellen eingelagert; an den Hauptstämmen findet man sie am reichlichsten und vor allem in seitlicher Lage. Nervenzellen sollen auch unter dem Epiderm vorkommen und hier mit lose angeordneten Fasern zusammen einen subepithelialen Plexus bilden, der einerseits sensible, andererseits auch motorische Elemente enthält. Ueber die Innervierung der Muskulatur siehe bei dieser.

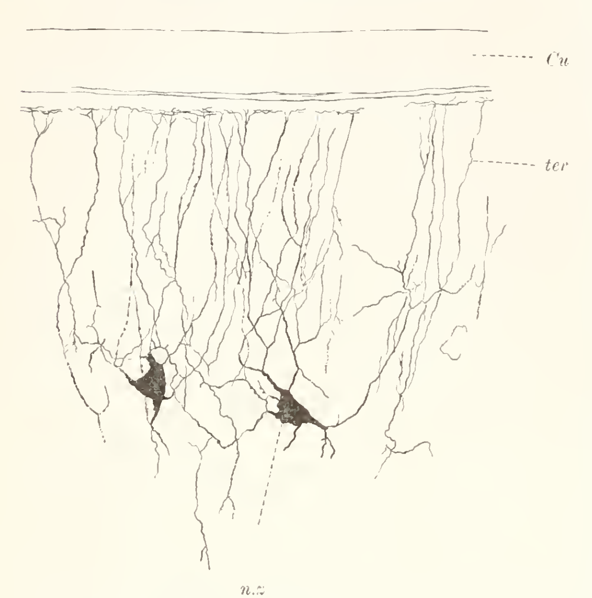


Fig. 325. *Ligula*, Hautnervenplexus, nach ZERNECKE. *n.z* Nervenzelle, *ter* Terminale, *Cu* Cuticula.

Die Nervenstämme bestehen aus Nervenfasern, die auf dem Querschnitt als helle runde Räume von verschiedener Dicke erscheinen; aus bi- oder multipolaren, vielleicht auch unipolaren Nervenzellen, die sich in Nervenfasern ausziehen; aus Gliazellen mit ihren Fortsätzen, den Gliafasern, und aus einem zarten Hüllgewebe, das direkt mit dem umgebenden, nicht scharf abgesonderten Bindegewebe zusammenhängt. Der Querschnitt jeder Nervenfaser zeigt ein Bündel von Neurofibrillen, die von einer hellen Perifibrillärsubstanz umgeben sind. Die Nervenzellen haben im wesentlichen alle die gleiche Grösse (COHN); ihr Kern ist bläschenförmig und enthält einen grossen Nucleolus; das Sarc ist körnchenarm und enthält Neurofibrillen in noch nicht genau studierter Anordnung. Die Gliazellen zeigen einen kleinen Zellkörper mit länglichem, dunkel sich färbendem

Kern, und mehrere der charakteristischen Fortsätze (Gliafasern), die leicht gewunden verlaufen, völlig glatt begrenzt sind, auf lange Strecken hin ihre Stärke wahren und sich, wie es scheint, nicht verästeln. Sie werden durch Eisenhämatoxylin intensiv geschwärzt (siehe die ausführliche Beschreibung bei *Lumbricus*). Ausser den Gliafasern findet sich in Umgebung der Nervenfasern noch ein zusammenhängendes zartes Hüllgewebe, das sich nicht schwärzt und dem auch einzelne im Nervenstamm gelegene Kerne zugehören dürften.

Ein Enteron fehlt vollständig; das Mesoderm erfüllt den ganzen Innenraum des Querschnitts als kompaktes Füllgewebe mit eingelagerten Gonaden und Nierenkanälen. Das Füllgewebe gliedert sich in eine durch mächtige Bindegewebsentwicklung stark aufgelockerte Ektopleura und in das innere sekundäre Plerom mit den Muskelzügen der Mesopleura. Die Gonaden liegen im inneren Bereiche des Schnittes.

Die Muskulatur der Ectopleura besteht aus der bereits erwähnten Ringmuskellage, welche der dermalen Grenzlamelle anliegt, und aus einer stark aufgelockerten Längsmuskellage, die bis zu etwa ein Drittel der Körperdicke in die Tiefe reicht. Sie besteht aus isolierten Bündeln von Muskelfasern, welche aussen, zwischen den Epidermzellen und auch noch einwärts davon, sehr zart sind und von nur wenigen, oft nur einer oder zwei, Fasern gebildet werden; die dagegen am inneren Saume der Ektopleura, dicht an der Transversalmuskulatur, beträchtlichen Umfang zeigen und eine Menge Fasern enthalten. Die Mesopleuralmuskulatur setzt sich zusammen aus einer dorsal und ventral entwickelten transversalen Faserlage, die beide an den Körperrändern gegeneinander konvergieren, aber nicht ineinander umbiegen, sondern gegen die Peripherie hin auslaufen; ferner aus dorsoventralen Fasern, die einzeln oder unter lockerer Bündelbildung beide Ektopleuren miteinander verbinden und, pinselartig sich auffasernd, zwischen den Epidermzellen zur Grenzlamelle verlaufen und an dieser inserieren. Die transversalen Fasern umschliessen das sogenannte Mittelfeld des Querschnitts, in dem die Gonaden und Nierenkanäle liegen und dessen Füllgewebe ganz speziell als sekundäres Plerom aufzufassen ist.

In Hinsicht auf den feineren strukturellen Bau seien zuerst die dorsoventralen Muskelfasern betrachtet. Sie zeigen eine Fibrillenrinde, einen seitlich anliegenden, den Kern enthaltenden, Zellkörper und im Innern eine helle Sarcachse, die dort, wo der Zellkörper anliegt, mit diesem direkt zusammenhängt; die Rinde ist hier also offen. Der Zellkörper hat die Form eines flachen Hügels, der sich der Faser innig anlegt. Im mittleren dicksten Bereiche liegt der runde Kern, der einen grossen Nucleolus enthält; die Hügelenden verstreichen allmählich an der Faser. Im Sarc verlaufen wellig feine Fäden in longitudinaler zur Faser paralleler Richtung. Sie ziehen neben dem Kern vorbei und sind längs der Faser oft auf längere Strecken zu verfolgen, bis sie undeutlich werden. In die Sarcachse scheinen sie nicht einzudringen. Ihr welliger Verlauf und die Art, wie sie sich aneinander legen, bedingt oft ein wabiges Aussehen der Zellkörper. Manchmal scheint von diesen ein seitlicher nervöser (?) Fortsatz abzugehen (siehe unten).

Für die transversalen und die inneren Längsfasern gilt das gleiche Verhalten. Bei den äusseren Längsfasern und Ringfasern dagegen entfernt sich der kernhaltige Zellkörper von der Faser und wahrt mit

ihr nur durch einen feinen Fortsatz Verbindung. Diese Verhältnisse studiert man am besten bei Anwendung der Ehrlich'schen und Golgischen Methode (Zernecke). Mancher Zellkörper sendet zu mehreren Fasern hin Fortsätze, so dass wohl Aufteilungen von Fasern in verschiedene Fibrillenbündel anzunehmen sind. Die Zellkörper liegen einwärts von der epidermalen Zelllage. Sie haben meist Spindelform: vom einen Zellende gehen der oder die erwähnten Fortsätze (Fig. 326) zu den Muskelfasern ab, das andere Ende dagegen sendet einen oder auch mehrere Fortsätze zu Nervenfasern (nervöse Fortsätze) des sub-

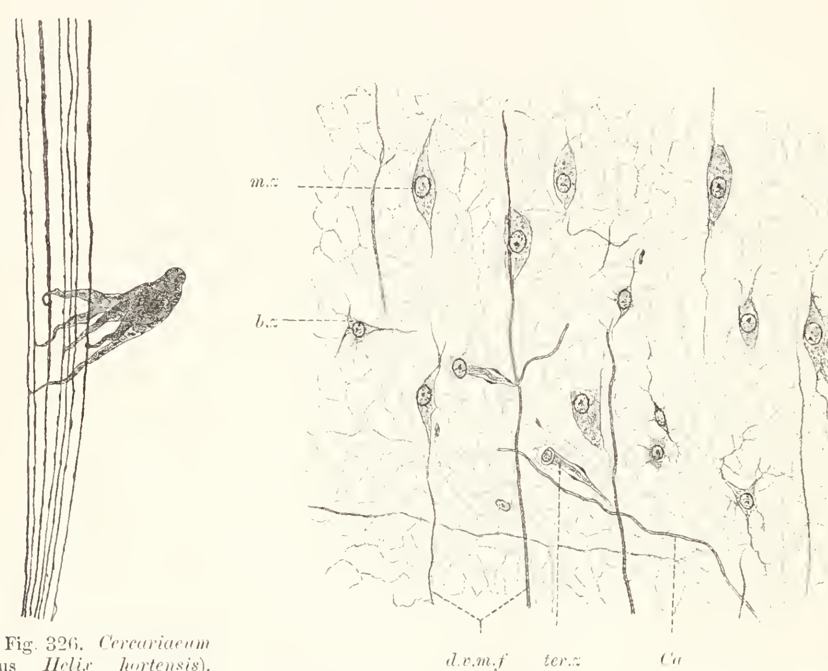


Fig. 326. *Cercariaeum* (aus *Helix hortensis*), Ringmuskelfaser mit Zellkörper. Nach Bettendorf.

Fig 327. *Taenia saginata*. Stück aus Plerom. *m.z* Muskelzelle, *d.v.m.f* dorsoventrale Muskelfasern, *b.z* Bindezelle, *ter.z* Terminalzelle, *Ca* Capillare.

epithelialen Nervenplexus hin. Eine direkte Innervierung der Muskelfasern wurde bei transversalen und dorsoventralen Fasern beobachtet (Zernecke). Die Nervenfaser teilt sich gabelförmig, bevor sie an die Muskelfaser herantritt, und die Endäste umspinnen letztere innig.

Das Bindegewebe ist überall gleichartig entwickelt und lässt dreierlei Bildungen unterscheiden. Zunächst sind die reich verästelten Bindezellen zu erwähnen, deren feine Ausläufer untereinander zusammenhängen und derart ein Reticulum bilden (Fig. 327), das die Grundlage des Gewebes bildet. Mit der Golgi-Methode ist dieses Reticulum deutlich wahrnehmbar (Zernecke), aber auch durch Eisenhämatoxylin kommt es gut zur Anschauung. In der Umgebung der runden oder ovalen Kerne, welche einen relativ grossen Nucleolus zeigen, liegen verschieden grosse Zellkörper, von denen kräftige Fortsätze nach allen Richtungen hin ausstrahlen, die sich in mannigfacher Weise verästeln und vielfach knotige Anschwellungen zeigen, was

ihnen ein charakteristisches Aussehen verleiht. In der Nähe von Muskelfasern und überhaupt in der Umgebung eingelagerter Organe sind die Fasern des Reticulums regelmässiger orientiert, indem sie parallel zu den Fasern oder Organen verlaufen und sie aufs innigste umspinnen.

Den Zellkörpern und Fortsätzen fügt sich eine weit reichlicher als bei *Dendrocölum* entwickelte helle Grundsubstanz an, die sich mit der van Gieson-Färbung schwach rötet. Sie verbindet die Fortsätze untereinander und umscheidet helle Räume von Vacuolen- oder Kanälchenform, die sich im Reticulum allerorts verteilen und von hyalinem Enchym, bez. Lymphe, erfüllt werden. Vermutlich bilden diese hellen Räume, die von geringer Grösse sind, ein durch das ganze Füllgewebe hindurch zusammenhängendes Kanalsystem, in welchem sich die von aussen, wahrscheinlich durch die erwähnten Cuticularkanälchen, aufgenommenen Nahrungssäfte verteilen. Durch schlechte Konservierung werden diese Räume stark vergrössert und deformiert, da die zarten, von Reticulum und Grundsubstanz gebildeten Wandungen schrumpfen und zerreissen.

Die Grundsubstanz ist in Umgebung der Muskelfasern als zarte Scheide derselben entwickelt. Sie liefert auch die Grenzlamellen der Organe und ist vor allem reich in der dermalen Lamelle entwickelt. Diese steht in direktem Zusammenhang mit dem Bindegewebe durch zarte Verbindungen, welche sich zwischen die Epidermzellen einschieben.

Im Bindegewebe sind zahlreiche Kalkkörper eingelagert, die aber nur an Material, das nicht mit Säuren behandelt wurde, erhalten bleiben. Der Kalkkörper liegt in einer dünnen Sarchülle, welche an einer Stelle durch den platten Kern verdickt wird. Am entkalkten Material bleibt eine grosse Vacuole zurück, die man nicht mit den erwähnten Lymph- (bezw. Enchym-)kanälen verwechseln darf.

Von der Niere finden sich auf den Schnitten die paarigen Hauptkanäle (sog. Wassergefässe) von weitem Lumen, die im Mittelfelde seitwärts nahe am Körperrande und einwärts von den Hauptnervenstämmen gelegen sind; ferner feine Kapillaren, die allenthalben im Bindegewebe, vor allem aber im Mittelfelde, verlaufen und in die Hauptkanäle einmünden. Die Kapillaren sind in der Nähe der Hauptkanäle kaum stärker als in weiterer Entfernung von diesen und jede derselben scheint nur zu einer Terminalzelle, die am freien Ende gelegen ist (Pintner), in Beziehung zu stehen. Die Kapillaren verhalten sich zur Terminalzelle wie der riesig verlängerte Kragen zu einer Kragenzelle. Das basale Zellende ist von der Kapillare abgewendet; es zieht sich in Fortsätze aus, die denen der Bindezellen ähneln. Die Hauptmasse des Zellkörpers nimmt der runde, distal leicht eingebuchtete Kern ein, der einen deutlichen Nucleolus enthält. Distal vom Kern, diesem dicht benachbart und zum Teil in dessen Einbuchtung eingesenkt, liegt eine intensiv mit Eisenhämatoxylin sich schwärzende Platte (Basalplatte), die man am besten einer konvex-konkaven Linse vergleichen kann. Ihre basale

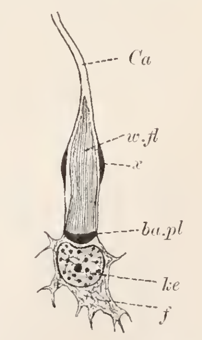


Fig. 328. *Taenia saginata*, terminale Nierenzelle. *Ca* Kapillare, *w.fl* Wimperflamme, *x* Verdickung der Kapillare, *ba.pl* Basalplatte, *ke* Kern, *f* Fäden d. Sarcs.

Fläche ist konvex, die distale schwach konkav oder auch fast völlig eben. Von dieser Platte entspringt ein dicker Wimperbusch (Wimperflamme), der in der Kapillare schlägt. Er erweist sich fast immer leicht in Windungen gelegt, was sich aus der Art seiner Bewegung erklärt.

Die Basalplatte erscheint selbst an sehr dünnen Schnitten homogen, ist aber als Summe dicht benachbarter Basalkörner, von denen je eines zu einer Wimper gehört, aufzufassen. Seitlich entspringt an der Basalplatte die Kapillarwand, deren Durchmesser im Umkreis der Flamme beträchtlich grösser ist als jenseits derselben. Etwa entsprechend der Mitte der Flammenlänge ist die Kapillare am weitesten und zeigt hier eine Verdickung, die allmählich beginnt und allmählich wieder verstreicht (Kapillarring). Jenseits des Ringes nimmt die Weite des Kragens rasch ab, bis sie auf die minimale Weite der langen Kapillare herabgesunken ist. Die Wandung letzterer bleibt sich überall gleich und lässt eine feinere Struktur nicht erkennen. Ueber den Vergleich der Kapillare mit einem Kragen siehe im allgemeinen Teil, Cytologie, bei Nierenzelle.

Die weiten Hauptkanäle entbehren zelliger Auskleidung an reifen Proglottiden. Das an jungen Proglottiden nachweisbare Epithel geht, wie es scheint, völlig verloren. In unmittelbarer Umgebung jedes Kanals ist die Bindesubstanz kräftig verdickt. Es lassen sich auch zarte cirkuläre Mukelfasern nachweisen, welche das Kanallumen umspannen.

Ueber die Hodenbläschen gilt das bei *Dendrocoelum* Gesagte. An den reifen Proglottiden sind Urgenitalzellen nicht oder nur vereinzelt in wandständiger Lage nachweisbar. Das Innere wird erfüllt von Samenzellgruppen (Spermogennen), an denen die Samenzellen (Spermogonien, Muttersamen, Tochtersamen oder Samen verschiedener Reife) von einer kompacten Sarcmasse, dem Cytophor, zu unterscheiden sind. — Auf den Bau des Uterus und der weiblichen Keimstöcke kann hier nicht eingegangen werden.

IV. Scolecida. B. Nemathelmintha.

Nematoda.

Ascaris megalocephala Cloq.

Uebersicht.

Betrachtet wird der Querschnitt der vorderen Körperregion (Fig. 329), vor den Genitalschläuchen. Der ungeschrumpft kreisrunde völlig glatte Schnitt zeigt aussen das Epiderm mit auffallend dicker Cuticula, in welcher verschiedene Lagen zu unterscheiden sind; das Epithel bildet eine relativ dünne Zellschicht (sog. Subcuticula), deren Bau ein sehr komplizierter und schwierig zu deutender ist. Zu unterscheiden sind hauptsächlich eingelagerte Stützfibrillen von langem gewundenem Verlauf und dazwischen verstreute Kerne. Das Epiderm

ist an vier in genau gleichen Abständen gelegenen Streifen zu Wülsten verdickt, die gegen das Innere vorspringen und entsprechend welchen der Schnitt orientiert werden kann. Man unterscheidet die zwei breiten Seitenwülste (sog. Seitenlinien) und die zwei schmalen, am Ur-

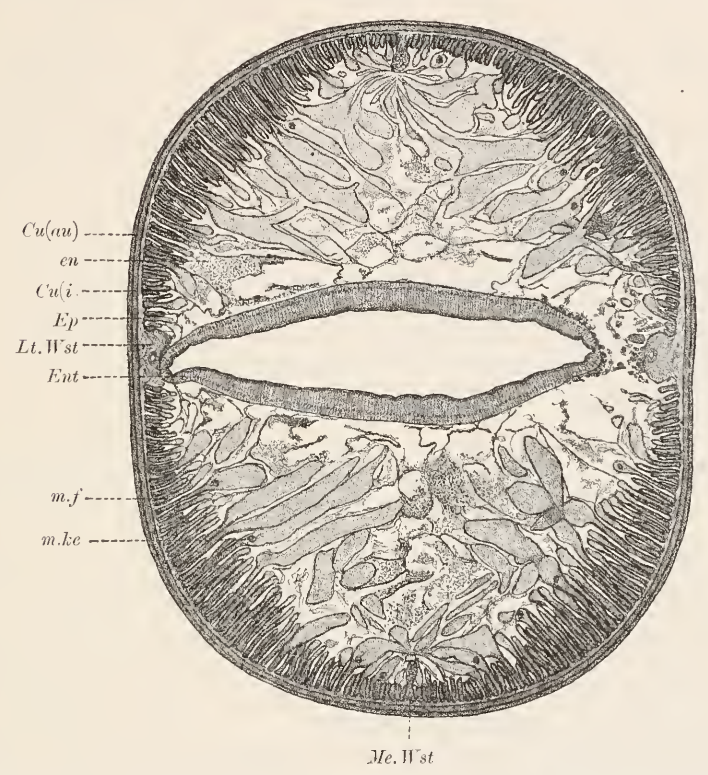


Fig. 329. *Ascaris megalocephala*, Querschnitt. *Cu(au* und *i)* Cuticula, äussere und innere (Faser-)Lage, *Ep* Epiderm, *Lt.Wst* Lateralwulst, *Me.Wst* Medialwulst, *Ent* Enteroderm, *mf* Muskelfaser, *m.ke* Kern einer solchen, *en* Enchym, von Bindelamellen durchsetzt. An den rechtsseitigen Lateralwulst stossen Zweige einer büschelförmigen Zelle an.

sprung halsartig dünnen, gegen innen hin leicht kolbig geschwellten, Medialwülste (sog. Mediallinien), deren ventraler meist etwas dicker ist als der dorsale. Die Medialwülste umschliessen im verdickten inneren Bereiche einen Nervenstamm; selten liegt auch, gegen aussen hin, eine grosse Nervenzelle eingebettet. In den Seitenwülsten ist medial und gegen einwärts hin der Durchschnitt des dickwandigen Nierenkanales, medial und gegen auswärts hin der Querschnitt einer Zellreihe wahrzunehmen, die sich als lichter schmaler Raum gegen innen zu verbreitert, in seitliche Zipfel auszieht und ab und zu mit einem Kerne ausgestattet ist. Neben dieser Zellreihe fallen leicht Gruppen kleiner Kerne auf, je eine rechts und links, die manchmal fehlen. Ferner enthalten die Seitenwülste jederseits den Querschnitt einer Nervenfasser (Seitenwulststämme). In der Nähe der Seitenwülste liegt jederseits im niedrigen Epiderm, dicht an der Muskulatur, der Querschnitt eines nur aus zwei oder drei Fasern bestehenden Nervenstammes (Sublateralstämme); gegen rückwärts

werden die Fasern in die Seitenwülste selbst verlagert (Hesse). Schliesslich sind ab und zu einwärts im Epiderm Anschnitte von Kommissuren getroffen, welche ringförmig die Medial- und anderen Stämme verbinden. Merkwürdigerweise findet sich auf der rechten Seite mindestens die doppelte Zahl von Kommissuren als links (Hesse).

Im Inneren des Querschnittes liegt das Enteron, in Form eines dorsoventral abgeplatteten breiten Bandes, das sich zwischen den Seitenwülsten ausspannt. Es wird von einem hohen, eintönigen Epithel gebildet.

Das Füllgewebe zeigt eine sehr bemerkenswerte Ausbildung. Die Muskulatur besteht allein aus einer äusseren Längsmuskellage, die sich an das Epiderm anlegt. Das Bindegewebe entbehrt der Kerne völlig und besteht nur aus dünnen Bindesubstanzlamellen, die sich an Epiderm, Muskulatur und Enteron anlegen und Reste von körnigem Sarc umschliessen. Die Längsmuskellage stellt die Ektopleura dar; Muskulatur der Entopleura fehlt dagegen vollständig und nur eine dicke Grenzlamelle sondert das Enteron vom Plerom, das von dem erwähnten kernlosen Enchym-Grundgewebe, ohne die geringste Beimischung mesopleuraler Muskulatur, gebildet wird.

Charakteristisch ist die Längsmuskulatur entwickelt, deren voluminöse, dabei schmale und hohe, Fasern wie die Blätter eines Buches in einer Schicht nebeneinander stehen. Aus dem kontraktilen Fibrillenmantel jeder Faser quillt im mittleren Bereiche ein mächtiger Zellkörper wie ein Bruchsack hervor. Er enthält an seiner Ursprungsstelle den Kern und giebt sog. nervöse Fortsätze ab, die zu den Medial- oder Sublateralstämmen der gleichen Körperhälfte hinziehen und mit den Nervenfasern derselben in Kontakt treten (Rohde). Die Zellkörper und die zum Teil enorm langen Fortsätze erfüllen einen grossen Teil des Querschnitts; der Rest gegen den Darm hin wird von den Grundlamellen und ihrem flüssigen, körnchenführenden und verschiebbaren Enchym eingenommen.

Ueber die Lage der paarigen Nierenkanäle in den Seitenwülsten wurde schon ausgesagt. An Schnitten durch die vordere Körperregion sind gelegentlich riesige Zellen getroffen, die im Bindegewebe zwischen Darm und Seitenwülsten liegen und deren im ganzen vier, zu zwei Paaren geordnet, vorkommen (büschelförmige Zellen). Der umfangreiche, in longitudinaler Richtung gestreckte, Zellkörper umschliesst einen kolossalen ellipsoiden Kern und giebt mächtige Fortsätze ab, die sich am Darm und an den Muskelzellkörpern ausbreiten und die Bindelamellen auseinander drängen. Die Fortsätze tragen kleine grobkörnige Anhänge von kugliger Form, die injizierte Farbstoffe aufnehmen (Nassonoff). Im Innern der Fortsätze und des Zellkörpers verlaufen Fibrillen die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen. Ihrer physiologischen Bedeutung nach sind die büschelförmigen Zellen als Lymphzellen mit phagotischer Funktion aufzufassen.

Auf Schnitten durch die Genitalregion, die reichlich zwei Drittel der Körperlänge einnimmt, liegen neben dem Darm, welcher hier eine unregelmässige und wechselnde Querschnittsform zeigt, zahlreiche Anschnitte der zwei weiblichen oder des einen männlichen Genitalschlauchs, die in langgestreckten Windungen den pleromalen Raum durchsetzen. An ausgewachsenen Weibchen vor allem ist die Muskulatur samt ihren Zellbäuchen und nervösen Fortsätzen, in der Genital-

region stark reduziert und von den Bindelamellen bleiben nur so spärliche Reste erhalten, dass es zur Entwicklung einer primären Leibeshöhle kommt. Genaueres über die Gonaden siehe im betreffenden Kapitel.

Epiderm.

Das Epiderm ist in bemerkenswerter Weise ausgebildet. Unter der kolossalen Cuticula, über die weiter unten ausführlich berichtet wird, findet sich eine dünne Gewebslage, die zweierlei Elemente (Fig. 330) unterscheiden lässt: einerseits Fibrillen, die zur Cuticula in

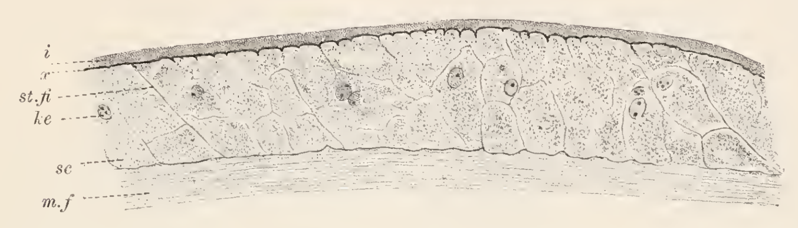


Fig. 330. *Ascaris megalocephala*, Epiderm, Längsschnitt. *i* Innenlage der Cuticula, *x* körnige Schicht, *st.fi* Stützfibrillen, *ke* und *sc* Kern und Sarc des Syncytiums, *m.f* Muskelfaser angeschnitten.

Beziehung stehen und sich intensiv mit Eisenhämatoxylin schwärzen; zweitens eine zusammenhängende Sarcmasse, in welche Kerne eingebettet sind (Syncytium). Wie sich mit grosser Wahrscheinlichkeit ergiebt, sind die Fibrillen nicht Bildungsprodukte des Syncytiums, wenngleich zu ihnen zugehörige Kerne nur an zwei Stellen nachzuweisen sind.

Das Epiderm zeigt vier wulstige, gegen innen vorspringende Verdickungen (Seiten- und Medialwülste), über deren Charakteristika, hinsichtlich der Einlagerung von Nervenstämmen und Nierenkanälen, bereits in der Uebersicht ausgesagt wurde. Von den genannten Wülsten ist das übrige Epiderm als Flächenepiderm zu unterscheiden. In der folgenden speziellen Beschreibung wird stets bei den einzelnen Strukturelementen vom Letzteren ausgegangen werden.

Stützfibrillen. Die Fibrillen des Epiderms haben durchaus den Charakter von Stützfibrillen. Um ihre Form und den Verlauf kennen zu lernen, bedarf es des Vergleichs von Längs- und Querschnitten der Haut. Zunächst lassen sich Beziehungen der Fibrillen zur Cuticula nachweisen. An die Innenlage der Letzteren treten sehr feine Endfibrillen heran, die sich, wie es scheint, ganz gleichmässig verteilen. Jede Endfibrille, die, ihrer zarten Beschaffenheit wegen, nur an guten Eisenhämatoxylinpräparaten zu erkennen ist, geht direkt in die Cuticula ein; zwischen den Enden, dicht an der innersten Cuticularschischt, verteilen sich schwärzbare Körner in ziemlich scharf begrenzter Schicht, aber von verschiedener Grösse, deren Bedeutung fraglich bleibt. Sie kennzeichnen deutlich die Epithelgrenze. Durch pinselartige Vereinigung der Endfibrillen gehen die primären Stützfibrillen hervor, die das Epithel gegen vorn und rückwärts, in schräger Richtung, selten direkt abwärts steigend, durchsetzen und leicht sich windend der basalen Epidermgrenze zustreben. Sie legen

sich dabei bündelweis mehr oder weniger innig aneinander und biegen an der Epithelbasis in tangentialen Verlauf um. Hier sind die Fibrillen so dicht gedrängt, dass es unmöglich ist, das Schicksal einer einzelnen zu verfolgen. Unzweifelhaft bleibt nur, dass der tangentiale Verlauf nicht von allen Fibrillen beibehalten wird; dass zwar viele cirkulär oder longitudinal in der Tiefe verlaufen und vielleicht auch bald enden, dass andere aber zur Peripherie aufbiegen und nun mit anderen ihresgleichen zu derberen Fibrillen (sekundäre Stützfibrillen) verschmelzen. Diese Fibrillen zweiter Ordnung sind vor allem an Längsschnitten zu studieren, wo sie in sehr schräger Richtung nach vorn oder rückwärts verlaufen, aber auch in verschiedener Epidermhöhe in longitudinalen oder cirkulären Verlauf umbiegen. Viele erreichen die Cuticula wieder, biegen aber, wie es scheint, bald unten stumpfem Winkel aufs neue basalwärts um; es ist zweifelhaft, ob sie in irgend einem Falle aussen zur Endigung kommen.

Damit sind die Merkwürdigkeiten des Fibrillenverlaufes nicht erschöpft. Die sekundären Stützfibrillen treten, wo sie sich begegnen, in Fibrillenaustausch und bilden derart Knotenpunkte, welche in allen Höhen des Epiderms, vor allem aber in mittlerer Höhe, vorkommen und oft zur Bildung sehr breiter bandartiger Stützfasern führen. Solche Stützfasern (tertiäre Fibrillen), deren Entstehung im einzelnen nicht ermittelt werden kann, deren Elemente zum Teil aber beträchtliche Länge besitzen müssen, sind vor allem an den Medialwülsten nachweisbar. Wahrscheinlich beteiligen sich an der Knotenbildung auch Fibrillen erster Ordnung; der Entscheid für oder gegen ist nicht sicher zu führen.

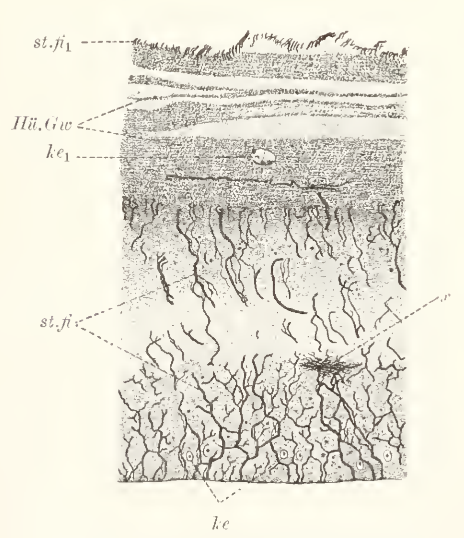


Fig. 331. *Ascaris megalocephala*, Stück eines Längsschnittes durch einen Medialwulst *Hü.Gw* Hüllgewebe, *ke* und ke_1 zugehörige Kerne (der Letztere neben einer Nervenfaser gelegen), *st fi* Stützfibrillen, $st fi_1$ desgl. am freien Rande des Medialwulstes, *x* dichte Verschlingung der Fibrillen. Die Cuticula ist nicht mit dargestellt.

Die Fibrillen bilden auf dem Längsschnitt ein Gitter mit schrägliegenden verschiedenwertigen Elementen; longitudinal ziehende Fibrillen kommen am häufigsten basal vor, wo überhaupt die Fibrillen sich am dichtesten drängen; die Stützfasern imponieren quergetroffen als dünne Bänder. Jeder Muskelfaser entspricht an der Epithelbasis eine dichte Zusammendrängung von Stützfibrillen, welche auch direkte Beziehungen zu den entsprechenden Fibrillen des Muskelsarcs aufweisen (siehe dort).

Die Medialwülste (Fig. 331) erscheinen als ein Sammelpunkt von Stützfasern, die im Hals gegen einwärts, immer in seitlicher Lage, emporsteigen und sich in Umgebung des Nervenstammes in cirkulär oder schräg ver-

laufende Fibrillen auflösen, die, wie es scheint, hier ihr Ende finden (Stützfibrillenmantel). Zwischen den Nervenfasern des Stranges trifft man nur vereinzelte aufsteigende oder longitudinal verlaufende Fibrillen. Dass die Mantelfibrillen in die Stützfibrillen der nervösen Muskelzellfortsätze übergehen (Apathy), lässt sich nicht mit Sicherheit erweisen; eher scheint es, als wenn beiderlei Bildungen nur in Berührung mit einander träten. Am Hals der Medialwülste kommt es zu Bildungen förmlicher Fibrillennester, die an die geflechtartigen Fibrillenmäntel vieler Gliazellen erinnern.

In die Seitenwülste (Fig. 332) strahlen auch derbe Stützfibrillen von den Seiten her ein und steigen in ihnen, gleich den zu

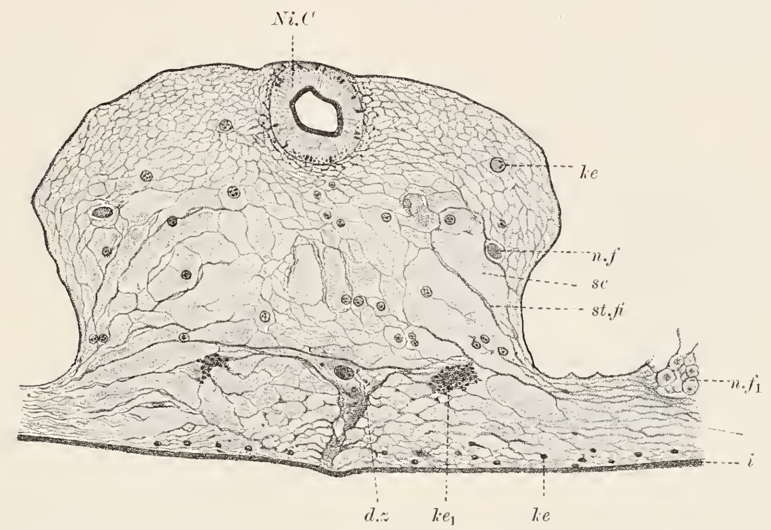


Fig. 332. *Ascaris megalocephala*, Seitenwulst quer. *i* Innenlage der Cuticula, *d.z* Deckzelle (sog. mediale Zellreihe), *Ni.C* Nierenkanal, *ke* Kerne und *sc* Sarc des Syncytiums, ke_1 Kernnest, *st.fi* Stützfibrillen, *n.f* Nervenstamm des Wulstes, $n.f_1$ desgl. der Sublaterallinie.

den Wülsten zugehörigen Elementen, in schrägem Verlaufe, sich unter einander durchkreuzend, gegen einwärts hin auf, um, wie es scheint, hier ihr Ende zu finden. Eine auffallende Komplikation im Bau des Epiderms bedeutet die mediale Zellreihe jedes Seitenwulstes, die hier zu besprechen ist, da die Zellen in direkter Beziehung zur Cuticula und zu den Fibrillen stehen. Man bemerkt an der Cuticula auf dem Querschnitt des Wulsts, in medialer Lage, eine schmale, verdickte, knopfartig leicht vorspringende Stelle, von welcher ein Bündel feiner Endfibrillen entspringt, die direkt nach einwärts verlaufen und sich zu dünnen primären Stützfibrillen vereinigen. Derart ergiebt sich ein schlanker Zellhals, der in einiger Entfernung von der Cuticula zu einem Zellkörper anschwillt. Die Form des letzteren wechselt. Bald ist sie einfach elliptisch, mit aufrecht stehender Längsachse, bald basal verbreitert und hier in seitliche Zipfel ausgezogen. Die Fibrillen biegen früher oder später in longitudinalen Verlauf um, und verteilen sich im Zellkörper vorwiegend peripher. Jede Zelle läuft in Höhe und Tiefe des Schnittes weiter und bildet derart ein Septum, das durch anstossende, nicht scharf abgegrenzte, Zellen fortgesetzt wird.

Von diesem Septum, vor allem von den eigentlichen Zellkörpern, strahlen Fibrillen nach den Seiten hin aus und beteiligen sich an der Bildung des Fibrillengitters im Seitenwulst. Trotzdem ist die Begrenzung der Zellen eine scharfe, da zwischen den eingelagerten Fibrillen nur eine hyaline Zwischensubstanz mit sehr wenigen körnigen Einlagerungen vorkommt, während das Fibrillengitter das dichte Syncytium (siehe unten) durchsetzt. Im Zellkörper liegt der in der Längsachse der Zelle ellipsoid ausgezogene Kern, der alle anderen Kerne des Epiderms an Grösse übertrifft und fast die Grösse eines Muskelzellkerns erreicht. Er enthält einen deutlichen Nucleolus und reichlich Nucleom; in seiner Umgebung erscheint das Gerüst besonders gedrängt. — Ueber den anderen Befund von zu Stützfibrillen gehörigen Kernen siehe bei Oesophagus.

Syncytium. Das zwischen den Fibrillen gelegene Gewebe erscheint neben diesen durchaus selbständig. Es füllt alle Lücken aus und ist in unmittelbarer Nähe der Fibrillen von heller, im übrigen Raume von deutlich feinkörniger, oft auch vakuolärer, Struktur. Gelungene Präparate lassen in ihm ein feines Gerüst erkennen, dass von parallel verlaufenden, cirkulär orientierten blassen Fäden gebildet und immer sehr gleichmässig beschaffen ist. Der Nachweis der Fäden gelingt am besten in den Medialwülsten (siehe unten); sie sind mit den anders orientierten und leicht schwärzbaren Stützfibrillen nicht zu verwechseln und überhaupt nicht leicht, aber doch mit Sicherheit, zu unterscheiden. Zwischen den Fäden liegen helle Körnchen von geringer Grösse dicht verteilt; doch variiert das Bild, insofern auch schwärzbare oder etwas gröbere Granulationen vorkommen können. Oft finden sich Reihen oder Gruppen von kleinen Vakuolen, die Anhäufungen heller Zwischensubstanz repräsentieren und das zarte Gerüst aus einander drängen. Die Kerne sind elliptisch, mit flach liegender Längsachse, färben sich nur schwach und enthalten fast ausschliesslich nur einen Nucleolus. Nicht selten folgen sich in cirkulärer Richtung Reihen von dicht neben einander gelagerten Kernen; in anderen Fällen sind sie ziemlich spärlich verteilt; ihre Grösse wechselt.

In den Medial- und Seitenwülsten ist das Bild ein etwas abweichendes. In beiden gewinnt das Syncytium an Masse gegenüber den Fibrillen. Die syncytialen Stränge, wie sie durch die Einlagerung der cirkulären Fibrillen, durch die cirkulär fädige Struktur und die Kernreihen vorgetäuscht werden, biegen in beiden Wülsten in longitudinalen Verlauf um, indem sie sich zugleich gegen die innere (basale) Wulstkontur senken. Dabei verändert sich ihr Charakter etwas. An den Medialwülsten erscheinen sie in Umgebung und innerhalb der Nervenstämme reicher an Granulationen und auch die fädige Struktur tritt deutlicher hervor; die Kerne liegen viel spärlicher, sind aber grösser. Das Syncytium bildet hier ein kompaktes Hüllgewebe für die Nervenfasern, während die Stützfibrillen, wie erwähnt, fast ganz auf einen äusseren Mantel beschränkt sind. Infolge dieser Anordnung ist auch von einer Strangbildung durch das Syncytium hier durchaus nicht zu reden. Um so deutlicher dagegen scheinen longitudinale Stränge an den Seitenwülsten vorzuliegen, da auf dem Querschnitt die Anordnung der Stützfibrillen eine ziemlich regelmässig gitterartige und innerhalb jeder Masche auch das Aussehen des Syncytiums ein auffallendes ist. Es erscheint nämlich das fädige Gerüst jedes Stranges peripher gelagert, während den Innenraum eine dichte homogene Masse ein-

nimmt, die sich mit Eosin leicht rot färbt, bei Eisenhämatoxylinfärbung einen gelben Ton annimmt. Nur wenig locker verteilte Fäden sind innerhalb dieser wohl gallertartigen, dickflüssigen Substanz (G a l l e r t s t r ä n g e) zu unterscheiden. Auch die Kerne liegen meist peripher an den Stützfibrillen. Hier finden sich ferner spärliche Granulationen, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen.

Das Aussehen der Seitenwülste variiert sehr nach der Beschaffenheit des Syncytiums, die übrigens bedeutend von der Fixierung abhängen dürfte. Vor allem der basale Bereich der Wülste bietet mannigfache Bilder, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Die Kernverteilung ist eine lose. Indessen findet sich eine Stelle jederseits neben den Medialzellen, wo gewöhnlich zahlreiche, auffallend kleine Kerne dicht gedrängt nebeneinanderliegen (K e r n g r u p p e n). Durch Vergleich vielfacher Bilder überzeugt man sich, dass diese Kernnester zum Syncytium gehören und dass hier die Kerne degenerative Erscheinungen durchmachen. Es finden sich alle Uebergänge zwischen den normalen bläschenförmigen, hellen Kernen und winzigen kompakten Kernen, in denen das Nucleom zu einer dichten Masse zusammengedrängt ist.

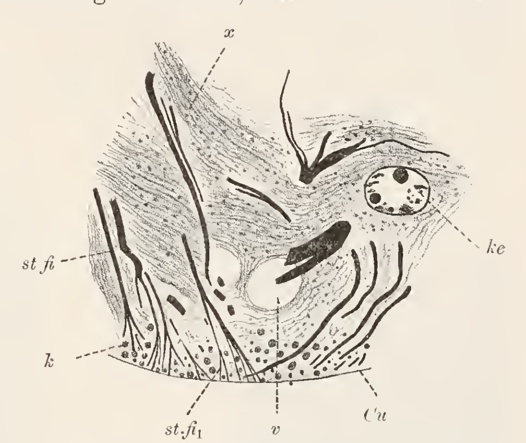


Fig. 333. *Ascaris megalocephala*, T e i l e i n e s A n s c h n i t t s e i n e r M u n d l i p p e. *ke* Kern, *v* Vacuole, *Cu* innere Grenze der Cuticula, *k* Körner, *st.fi* Stützfibrille, $st.fi_1$ feinste Endäste solcher, *x* fasriges Gewebe zwischen den Stützfibrillen, zu dem die Kerne gehören.

Noch sei das vordere Ende des Tieres berücksichtigt. Hier nimmt das Epiderm an Dicke bedeutend zu und erfüllt allein die drei L i p p e n, welche den Mund umgeben. Sowohl die Stützfibrillen (Fig. 333), wie das Syncytium, sind mächtig entwickelt. In den Lippen sind viele Fasern von einer Wand zur andern zu verfolgen, die sich an beiden Enden in feine dichotome Zweige auflösen und an die Cuticula unter radialem oder schrägem Verlaufe herantreten. Im mittleren Verlaufe verflechten sie sich mit anderen Fibrillen oft in inniger Weise, ähnlich wie es bereits beschrieben wurde. Die Orientierung anderer Fibrillen ist minder regelmässig; aber immer erscheinen sie unabhängig von den Strängen des Syncytiums, die eine deutlich fädige und zugleich verschwommen granuläre Struktur aufweisen. Körner, die sich schwärzen, liegen dicht an der Cuticula (wie schon weiter oben erwähnt) und sind hier scharf von den quer oder schräg getroffenen Fibrillen zu unterscheiden. Die dichten Syncytialstränge enthalten Vakuolen und sind durch lockeres Sarc verbunden.

D e u t u n g b e i d e r G e w e b e. Aus dem Mitgeteilten geht mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass die Stützfibrillen nicht zum Syncytium gehören, dass also im Epiderm von *Ascaris* zwei verschiedene Elemente vorliegen, deren eines Beziehungen zur Cuticula aufweist und daher zweifellos epidermalen Ursprunges ist, während das andere, wie besonders aus seinen Beziehungen zum Nervensystem

hervorgeht, dem nicht selten im Epiderm gelegenen, mesodermalen Hüllgewebe der Anneliden (siehe *Sigalion*, *Lumbricus*, auch bei Nemertinen) verglichen werden kann. Die Stützfibrillen sind Reste der epidermalen Zellschicht, die embryonal nachweisbar ist, aber später, unter Verlust der Kerne, in die Cuticula eingehen soll (zur Strassen). Echte Deckzellen, oder wenigstens unzweideutig epidermale Zellen, erhalten sich nur in der medialen Zellreihe der Seitenwülste; sie sind aber für das Verständnis des Fibrillengewebes um so wichtiger, als wir in ihnen die gleichen, zur Cuticula in Beziehung stehenden Fibrillen wie sonst überall antreffen und die seitliche und basale Grenze des Zellkörpers durch Abgabe von Fasern einigermassen verwischt wird (siehe auch bei Oesophagus weiteres). Nach zur Strassen u. a. geht die sog. Subcuticula nach Degeneration des Epiderms aus Mesodermzellen hervor; auf letztere kann aber nur das Syncytium bezogen werden, für welches vergleichbare Bildungen bei anderen Würmern bereits erwähnt wurden.

Cuticula. Die mächtige Cuticula (Fig. 334), welche nach der letzten larvalen Häutung dauernd weiter wächst und an Dicke der zuge-

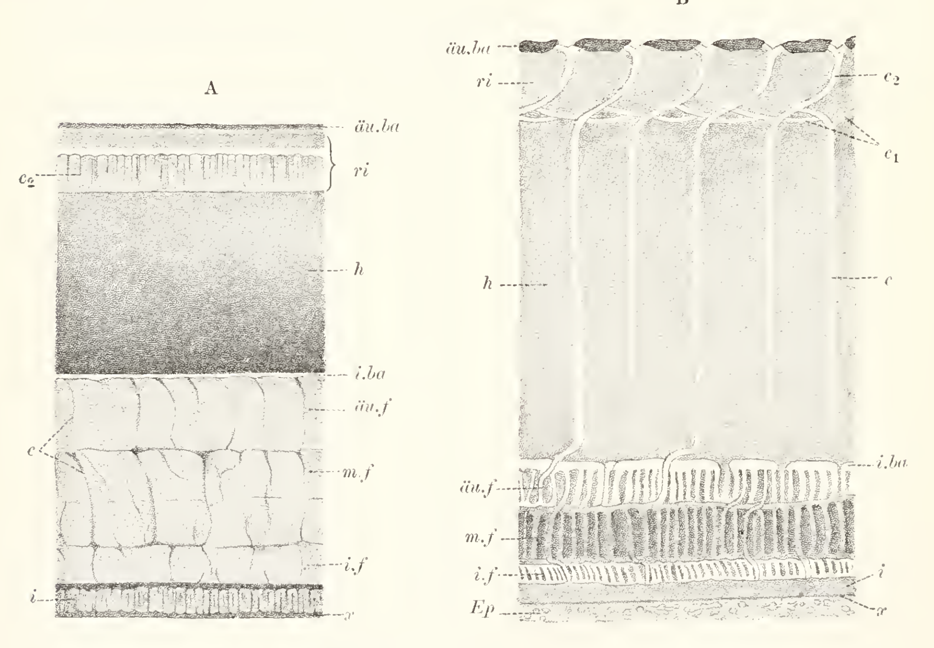


Fig. 334. *Ascaris megalocephala*, Cuticula, quer (A) und längs (B) geschnitten. *Ep* Epiderm, *x* distale Körnerreihe desselben, *i* Innenlage, *i.f*, *m.f*, *äu.f* innere, mittlere und äussere Faserlage, *i.ba* innere Bänder, *h* homogene Lage, *ri* Rindenlage, *äu.ba* äussere Bänder, *c*, c_1, c_2 Lymphkanälchen. Nach Toldt.

hörigen Zellschicht an jungen Tieren gleichkommt, bei grossen Tieren sie um das Doppelte und Dreifache übertrifft, setzt sich aus vier Lagen zusammen: aus der Rindenlage, homogenen Lage, Faserlage und Innenlage. Bei Eisenhämatoxylinfärbung bleiben die homogene und Innenlage meist hell, während beide andere Lagen geschwärzt werden; sie heben sich dann scharf von einander ab.

Strukturell lassen sich dreierlei Bildungen in den verschiedenen Lagen mit mehr oder weniger Sicherheit nachweisen: sehr zarte Fibrillen (Cuticularfibrillen), die als Fortsetzungen der in der Zellschicht nachweisbaren Endfibrillen anzusehen sind; eine dichte Grund-(Kitt-)substanz und helle Saftbahnen, die von einer hyalinen, in die Zellschicht einmündenden Zwischensubstanz (Lymphe?) erfüllt sind. Die genaueste Schilderung wurde von C. Toldt gegeben; die folgende Beschreibung weicht nur in wenigen Punkten ab.

In der Innenlage ist eine aufrechte Streifung unschwer zu erkennen. Zwischen den feinen Streifen (Cuticularfibrillen), die an Anzahl den Endfibrillen entsprechen und mit diesen direkt zusammenhängen, liegt eine dichte Grundsubstanz und in geringen Intervallen finden sich die hellen Saftbahnen, die gleichfalls steil aufsteigen und von rundlichem unscheinbarem Querschnitt sind. An Längsschnitten des Epiderms sieht man eine zarte Schichtung der Innenlage, die durch die Grundsubstanz bedingt ist und einer innigen Verklebung der Fäden untereinander entspricht. Spalten in entsprechender Richtung sind gelegentlich wahrzunehmen. Eine dünne selbständige Grenzschicht der Innenlage gegen das Sarc wird durch die Körnelung des letzteren dicht unter der Cuticula (siehe oben bei Stützfibrillen) leicht vorgetäuscht.

Die Faserlage besteht aus drei Schichten, deren innerste und dünnste etwa der Innenlage an Dicke gleichkommt oder etwas gegen sie zurückbleibt, während die mittelste an Mächtigkeit beide anderen erreicht. Zur Faserlage gehört auch eine an der Grenze zur homogenen Lage befindliche sog. Bänderschicht, die aus cirkulär verlaufenden, ziemlich dicht nebeneinander gelegenen, platten und schmalen Ringen, korrespondierend mit den äusseren Bändern (siehe bei Rindenlage), besteht. Die charakteristische Ausbildung der Faserlage wird durch die Saftbahnen bedingt. Bei Flächenansicht zeigen die Bahnen die Form diagonal gestellter, schmaler Spalten, die in der inneren und äusseren Lage schräg von rechts hinten nach links vorn, in der mittleren schräg von links hinten nach rechts vorn, verlaufen. Die gewöhnlich als Fasern bezeichnete sich leicht schwärzende Substanz, welche die spaltartigen Saftbahnen von einander trennt, besteht aus Grundsubstanz, vermutlich mit eingelagerten Fibrillen, die aber hier wegen des färberischen Verhaltens der Grundsubstanz nicht sicher nachzuweisen sind. Nur bei gelungener Differenzierung der Mittelschichte sieht man auf dünnen Schnitten in der Grundsubstanz eine undeutliche Streifung und ferner die dazwischen gelegenen schmäleren Saftbahnen wabig abgeteilt, so dass es den Eindruck macht, als wenn die Fibrillen auch durch die Saftbahnen hindurch durch feine Brücken verknüpft wären. Die Schichtung der Faserlage ergiebt sich durch die Verbindung der in den benachbarten Schichten verschieden orientierten Saftbahnen untereinander. Beim Uebertritt einer Saftbahn aus einer Schicht in die andere erfolgt ein Umbiegen auf kurze Strecken in flächenhafte Verlaufsrichtung, welcher eine Schichtfuge entspricht.

Ueber die Beschaffenheit der inneren Bänderschicht ist nichts bestimmtes auszusagen. Die Saftbahnen treten zwischen die Bänder in Kanälchenform, einen leichten Bogen bis zur mittleren Aussenfläche jedes Bandes beschreibend, und gehören nun der homogenen Lage an. Morphologisch ist die Bänderschicht insofern interessant, als der

cirkuläre Verlauf über den Seitenwülsten einem longitudinalen weicht. Alle Bänder verfliessen hier zu einem längsverlaufenden Bande.

In der homogenen Lage, welche meist alle anderen Lagen zusammen an Dicke übertrifft, verlaufen die hier kanalartigen Saftbahnen direkt aufsteigend zur Rindenlage. Man nimmt sie nur an günstigen Präparaten, dann aber oft mit grosser Schärfe und in regelmässiger reihenweiser (siehe unten) Anordnung wahr. Die zwischen ihnen gelegene Grundsubstanz färbt sich mit Hämatoxylin im inneren Bezirke intensiver als im äusseren. Sie giebt Eisenhämatoxylin leicht ab; wo jedoch die Entfärbung keine vollständige ist, kann man gelegentlich eine wenig scharfe, aufrecht stehende Streifung sehen, die feinen, dicht geordneten Fibrillen zu entsprechen scheint. Eine Schichtung ist nirgends angedeutet.

Die Rindenlage ist wieder durch komplizierte Anordnung der hier zwar gleichfalls kanälchenartigen, aber sich verzweigenden, Saftbahnen ausgezeichnet. Die aus der homogenen Lage aufsteigenden Kanäle biegen an der Grenze gegen rückwärts um und verlaufen in einer Bogenlinie zur Oberfläche, wo sie ausmünden. Dabei teilen sie sich an der Umbiegungsstelle in etwa vier oder fünf Aeste, die gegen die Peripherie hin leicht divergieren und hier in cirkulären Reihen angeordnet sind. Zwischen den einzelnen Kanalsystemen bestehen Verbindungen, die von den Teilungsstellen ausgehen, und einerseits die benachbarten Kanäle in querer Richtung verknüpfen, andererseits bogenförmig gegen vorn hin zu den Aesten der nächst vorderen Systeme verlaufen und in diese einmünden. Von einzelnen dieser Einmündungsstellen senken sich sog. Kanäle zweiter Ordnung in die homogene Lage hinein.

Die äussere Begrenzung der Rindenlage ist auf Längsschnitten eine wellige. Zwischen den Ausmündungsreihen der Kanalenden liegen bandartige, leicht vorspringende Streifen einer dichten Grundsubstanz, die auch gegen innen zu deutlich kontrastieren (äussere Bänder oder äussere Schicht der Rindenlage). An den Seitenwülsten stehen die cirkulären Bänder durch ein Längsband, welches dem der inneren Bänderschicht entspricht, in Zusammenhang. In der Grundsubstanz der Rindenlage, die sicht leicht mit Eisenhämatoxylin schwärzt, sind Fäden nicht zu unterscheiden.

Ein Ueberblick über das Saftbahnensystem zeigt also von aussen nach innen folgendes Bild. Zwischen den cirkulären äusseren Bändern münden reihenförmig gestellt die gekrümmten, der Rindenlage angehörigen, Endäste relativ dicker Kanäle aus, welche, gleichfalls reihenförmig gestellt, die homogene Lage durchsetzen und an der Grenze zur Rindenlage Verbindungen unter einander eingehen. An der Grenze zur Faserlage weichen sie den inneren Bändern aus, durchsetzen die drei Faserschichten in Form diagonal gestellter schmaler Spalten, die in den drei Schichten verschieden orientiert sind, und lösen sich in der Innenlage in feine Kanälchen auf, welche in die Zellschicht einmünden. Zweifellos ist die Funktion dieser Saftbahnen eine ernährende.

Gelegentlich trifft man auf anormale, mächtig entwickelte Saftbahnen, deren Zusammenhang mit der Zellschicht besonders leicht festzustellen ist und die auch die Faserlagen in Kanälchenform durchsetzen.

Nervensystem.

Die in den Medial-, Lateral- und Sublateralstämmen, sowie in den Kommissuren, eingebetteten Nervenfasern sind von verschiedener, im allgemeinen von beträchtlicher Stärke. Sie erscheinen als helle Streifen im Syncytium und lassen Neurofibrillen nur schwierig, als zarte Längslinien, in einer hellen Perifibrillärsubstanz unterscheiden. Eine färberische Isolation der Fibrillen ist noch nicht gelungen; die von Apathy beschriebenen, durch Vergoldung dargestellten, sog. Neurofibrillen sind nichts anderes als die beschriebenen Stützfibrillen (siehe auch bei Muskulatur).

Von den Nervenfasern zweigen sich verschiedenfach feinere Aeste ab. Solche sind im Flächenepiderm, abgehend von den Kommissuren, beobachtet worden (Hesse), vor allem aber in den Medialwülsten, wo sie sich zu den nervösen Muskelfortsätzen begeben, hier sich aber der Beobachtung entziehen. Anastomosen zwischen grossen Nervenfasern sind unschwer festzustellen. Die Fasern liegen ohne besondere Hülle im Syncytium (Hüllgewebe) eingebettet und werden von vereinzelten Stützfasern begleitet.

Im ventralen stärkeren Medialwulst finden sich sehr vereinzelt Nervenzellen eingelagert (Bütschli), die mehrere Fortsätze nach verschiedenen Richtungen abgeben. Ihr Sarc ist dicht, feinkörnig und färbt sich leicht. Besonders peripher sind zarte wellig verlaufende Fibrillen in ihm zu unterscheiden, die in die Fibrillen der Fortsätze übergehen. Der Kern ist gross und hell, mit ein oder zwei Nucleolen und mit lockerem Nucleomitom ausgestattet. Auf die Nervenzellen der Schlund- und Analganglien kann hier nicht eingegangen werden.

Enteroderm.

Das dorsoventral abgeplattete, quer zwischen den Seitenwülsten ausgespannte, Enteron zeigt ein sehr einförmiges Epithel. Es besteht (Fig. 335) allein aus schlankcylindrischen hohen Nährzellen von schematisch regelmässiger Form, mit distalem Stäbchensaum. In den Winkeln der flachen Röhre sind die Zellen etwas niedriger als sonst. Ihr strukturelles Aussehen variiert nach dem Ernährungszustande in Hinsicht auf den Gehalt an Körnchen oder Ballen, während die Gerüststruktur immer gleichartig ist. An Eisenhämatoxylinpräparaten sieht man ein deutlich längsfädiges Gerüst, das besonders basal scharf hervortritt; die einzelnen hier gleichmässig verteilten Fäden enden an der Grenzlamelle. Im mittleren Zellbereiche liegen die Fäden vorwiegend

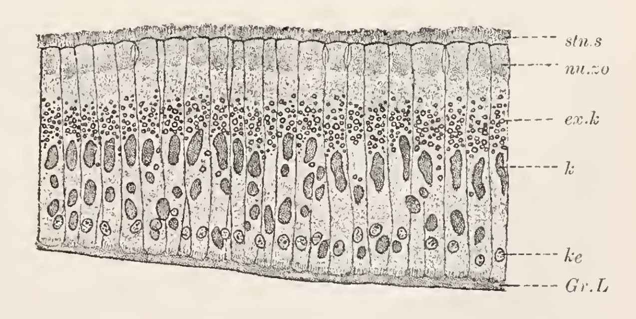


Fig. 335. *Ascaris megalocephala,* Stück eines Entermquerschnitts *stn.s* Stäbchensaum, *nu.zo* nutritorische Zone (?), *ex.k* Exkretkörner, *k* Trophochondren (?), *kc* Kern, *Gr.L* Grenzlamelle.

peripher, eine Zellmembran bildend; im distalen Drittel verteilen sie sich wieder durch das ganze Sarc. An den gestreckt verlaufenden Fäden fallen sehr gleichmässig verteilte feine Körnchen auf, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen. Sie liegen besonders im distalen Drittel dicht gedrängt, fehlen jedoch im letzten Zellabschnitt, der sich durch homogene Beschaffenheit auszeichnet (nutritorische Zone) gänzlich. Nicht selten macht es den Eindruck, als bildeten sie quergeordnete Reihen, indem sie mit den benachbarten durch Brücken in Berührung stünden. Sie sind als Desmochondren aufzufassen.

Der Stäbchensaum erscheint manchmal völlig homogen, in anderen Fällen treten die einzelnen Stäbchen deutlich hervor. Dass sie mit den Zellfäden zusammenhängen, ist wahrscheinlich, lässt sich aber nicht sicher darthun, einerseits wegen der dichten Beschaffenheit der nutritorischen Zone, andererseits weil eine intensiv sich schwärzende Limitans Sarc und Stäbchen trennt, deren Auflösung in einzelne Körnchen selbst an sehr dünnen Schnitten kaum gelingt. Zwischen den Stäbchen liegt eine dichte Substanz; doch beobachtet man auch helle kanälchenartige Lücken. Ueber die Deutung der dichten Substanz ist bestimmtes nicht auszusagen (siehe im allg. Teil bei Nutrocyte). Die Limitans besteht aus Desmochondren, nicht aus Basalkörnern; denn es lässt sich in der nutritorischen Region ein Diplochonder, gewöhnlich in aufrechter Stellung, an günstigen Präparaten mit ziemlicher Sicherheit, wenn auch nicht besonders deutlich, nachweisen.

Distal finden sich zwischen den Zellen hohe, schmale Schlussleisten. Nicht selten beobachtet man, dass unterhalb der Leisten die nutritorische Sarcsubstanz sich leicht von der Membran abhebt, also jedenfalls ein wenig geschrumpft ist.

Die nutritorische Zone des Sarcs zeigt eine feine helle Granulation oder fast völlig homogene Beschaffenheit. Ohne Zweifel steht dieser charakteristische Zellsaum zur Resorption der Nährstoffe in Beziehung. Er bildet gewöhnlich eine breite Kappe, die mit den Rändern, leicht verstreichend, ein wenig basalwärts über das darunterliegende, an Desmochondren reiche Sarc übergreift. Der mittlere und basale Zellbereich, bis unterhalb des Kerns, enthält wieder eine dichte helle Granulation, die oft zu grossen länglichen Ballen verdichtet erscheint, aber immer nur geringe Affinität zu Farbstoffen äussert. Je reichlicher die Granulation vorhanden, um so mehr ist das Gerüst peripheriewärts verdrängt; doch kommen einzelne fädige Stränge immer im Innern vor. Die Granulationen und Ballen stellen jedenfalls Trophochondren dar, wie sie bei der Aufnahme der Nährsäfte sich entwickeln. Unterhalb der distalen fädigen Zellregion sind oft glänzende, gelblich-grüne runde Körner in grosser Menge angehäuft, die wohl Exkretstoffe enthalten (Exkretkörner).

Der Kern ist relativ klein und liegt immer basal, unweit der Grenzlamelle. Er ist ellipsoid, mit aufrecht stehender Längsachse, färbt sich nur hell und enthält einen kleinen Nucleolus. Die Gerüstfäden umgeben ihn von allen Seiten.

Muskulatur.

Die umfangreichen Muskelzellen der einschichtigen Längsmuskellage bestehen aus einer relativ kurzen plumpen Faser, deren kon-

traktile Rinde auf dem mittleren Querschnitt die Form eines hohen, aufrecht stehenden Hufeisens mit einwärts gewendeter Oeffnung hat, und aus dem Zellkörper, der enorm entwickelt, in Form eines bruchsackartigen Beutels, aus der Hufeisenöffnung in das Innere des Körpers hineinhängt und mehrere Fortsätze abgiebt, von denen der grösste, als sog. nervöser Fortsatz zum Medialwulste oder zum Sublateralstamme der betreffenden Körperhälfte verläuft, während die übrigen mit Fortsätzen anderer Zellen, auch über die Medialwülste hinübergreifend, sich verbinden (Nebenfortsätze). Im Innern der kontraktilen Rinde findet sich eine kräftige Sarcachse; wo diese mit dem Zellkörper zusammenhängt, liegt der Kern. Das ist im mittleren Bereich der Faser der Fall, während gegen vor- und rückwärts die kontraktile Rinde allseitig geschlossen ist.

Die kontraktile Rinde der Faser besteht aus radial gestellten Muskelleisten (Fig. 336), die sich an dünnen Querschnitten und bei gelungener Eisenhämatoxylinfärbung in Reihen von Myofibrillen auflösen. Die Fibrillen werden durch eine dichte, sich nicht oder minder stark schwärzende, Grund- oder Kittsubstanz zusammengehalten. Durch Maceration gelingt es auch, Fibrillen zu isolieren, von denen es indessen dahingestellt bleibt, ob sie Elementarfibrillen sind. Die Fibrillen sind im ganzen Verlaufe völlig gleichartig, gestreckt und glatt begrenzt; sie verquellen in organischen Säuren und lassen sich auch durch Vergoldung gut darstellen (Apathy). Die Leisten verlaufen nicht sämtlich, sondern nur gruppenweise, einander parallel; auch durchziehen sie nicht die ganze Länge der Faser.

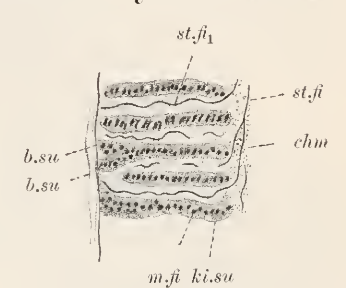


Fig. 336. *Ascaris megalocephala*, Stück eines Muskelfaserquerschnitts. *m.fi* Muskelfibrillen (zu Leisten angeordnet), *ki.su* Kittsubstanz, *chm* Chondrom, *st.fi* Stützfibrille, $st.fi_1$ desgl. radial zwischen die Leisten auslaufend, *b.su* Bindesubstanz.

Zwischen den Muskelleisten befindet sich gleichfalls eine zähe Grundsubstanz, die aber ohne scharfe Grenze in die hyaline Zwischensubstanz der Sarcachse übergeht. In der Zwischensubstanz verlaufen Stützfibrillen, die sich leicht mit Eisenhämatoxylin schwärzen und bei Vergoldung einen dunkleren Ton annehmen als die Myofibrillen (Apathy). Ihre Stärke und Verlaufsrichtung schwankt. Innerhalb der Sarcachse verlaufen sie zum grossen Teil longitudinal, den Myofibrillen parallel; solche Fibrillen herrschen besonders in den Endabschnitten der Fasern vor. Sie liegen hier zum Teil in der Nachbarschaft der kontraktilen Rinde und dringen auch in diese ein, um mehr oder weniger direkt auswärts zu verlaufen und, wie es scheint, an der Peripherie der Faser zu enden. Ihr Verlauf ist in der Rinde ein deutlich spiral gewundener. In der Sarcachse biegen sie entweder in aufsteigende Verlaufsrichtung um und dringen in den beutelartig vorspringenden Zellkörper ein, oder sie verlaufen gegen das Epiderm hin und durchbrechen die kontraktile Rinde dort, wo sie an das Epiderm stösst, um Fibrillen an dieses abzugeben. Es sei zunächst letzteres Verhalten betrachtet. Die gewunden verlaufenden Fibrillen treten aus der Faser aus; doch bleibt es fraglich, ob sie tief in das Epiderm eindringen und hier in Stützfibrillen desselben übergehen; eher dürfte

nur eine Verflechtung mit den basal besonders dicht gedrängten Stützfibrillen des Epiderms vorliegen, die einer Verstärkung des Zusammenhaltes der Gewebe dienen mag. Auch die in den Zellkörper eindringenden Fibrillen scheinen aus der Zelle auszutreten. Sie sind, meist in peripherer Lagerung, in die Fortsätze zu verfolgen und verlaufen, z. B. im nervösen Fortsatz, als oft starkes Fibrillenbündel bis zum Medialwulst, wo sie in den Stützfibrillenmantel desselben überzugehen scheinen. Auch hier ist wohl bloss eine Durchflechtung der Endabschnitte beider Fibrillengruppen anzunehmen.

In der hyalinen Zwischensubstanz des gesamten Sarcs finden sich, bald spärlich, bald in grossen Mengen, blasse Körner von verschiedener Grösse eingelagert, die Eisenhämatoxylin gewöhnlich nicht oder nur schwach annehmen und als Trophochondren zu deuten sind. Sie verfliessen nicht selten zu dichten klumpigen Massen; am gleichmässigsten sind sie in der Sarcachse ausgebildet. Der Kern wird von einem ziemlich dichten Nucleomitom durchsetzt, dem auch ein grosser Nucleolus eingebettet ist.

Bindegewebe.

Das Bindegewebe entbehrt völlig der Kerne. Der Zwischenraum zwischen Enteron und Epiderm, soweit er nicht von den Muskelzellen eingenommen wird, ist durchsetzt von dünnen Lamellen aus Bindesubstanz, die sich bei van Gieson-Färbung schwach röten. Auch zwischen den Muskelfasern findet sich Bindesubstanz, in allerdings etwas abweichender Beschaffenheit, und grenzt ferner die Fasern gegen das Epiderm als sehr zarte Grenzlamelle, die von den Stützfibrillen durchbrochen wird, ab.

Zwischen den Muskelfasern ist die Bindesubstanz fein faserig-filzig, ohne dass eine Spur von Sarc in den zarten Septen sichtbar wäre. Zwischen den Zellbäuchen der Muskelfasern geht dies Filzwerk in die erwähnten Lamellen über, an denen eine faserige Struktur nicht zu erkennen ist, die aber gelegentlich in Fäden auslaufen und sich, besonders in den Berührungspunkten, durch solche verbinden. Die Lamellen bilden ein ausserordentlich weitmaschiges Wabenwerk, dessen Wandungen die Muskelzellkörper und deren Fortsätze umscheiden. An den Lamellen selbst haftet krümliges Sarc, das auf den ersten Blick wie ein Niederschlagsgerinnsel erscheint, durch sein konstantes Vorkommen und immer gleiche Beschaffenheit aber als lockerer Rest der Bildungszellen der Lamellen aufzufassen ist. Es erfüllt oft die Waben ziemlich vollständig, ist an anderen Stellen dagegen stark reduziert. Wo es gleichmässiger entwickelt ist, erkennt man mit starken Vergrösserungen in ihm deutlich zarte, ein lockeres Maschennetz bildende, Gerüstfäden und feine angelagerte Körnchen. Verstreut liegen in ihm zahllose kleine, bläschenartige Gebilde, deren Wandung einseitig verdickt und hier intensiv gefärbt ist. Solche Bläschen finden sich von den minimalsten Grössen bis zum Durchmesser eines kleinen Kernes; an den grösseren, die relativ selten sind, ist die Wand an mehreren Stellen verdickt und entsprechend den Verdickungen stärker vorgekrümmt, was einen bevorstehenden Zerfall andeutet, der auch oft beobachtet werden kann. Wie diese Bläschen zu deuten sind, bleibt offene Frage; als Kerntrümmer dürften sie kaum aufzufassen sein.

Zum Bindegewebe sind ferner die Grenzlamellen des Enterons

und der Genitalschläuche zu rechnen, die sich als fein geschichtete Lagen von Bindesubstanzlamellen darstellen. Die Art, wie sich die Lamellen des Bindegewebes an die Grenzlamelle des Enterons anlegen und mit ihr zusammenhängen, deutet auf eine Entstehung der letzteren aus ersteren.

Oesophagus.

Der stomodermale Oesophagus zeigt einen äusserst bemerkenswerten Bau, auf den hier kurz eingegangen wird, weil die Epithelzellen zugleich Bildner der Muskulatur[1]) sind, also eine Entopleura nicht gesondert vorliegt (siehe weiter unten). Der Querschnitt des Oesophagus ist aussen kreisrund, innen zeigt er ein dreieckiges Lumen, das mit einer kräftigen Cuticula ausgekleidet ist. Wie am Mitteldarm findet sich aussen eine dichte Grenzlamelle, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt. Von den drei Kanten des Lumens liegt die eine ventral, die beiden anderen liegen dorso-lateral. Zwischen den Kanten und der Grenzlamelle finden sich die sog. Kantenfasern (A. Looss) (Fig. 337), die echte Stützfasern vorstellen, vor. In den breiten Zwischenräumen, die den eigentlichen Grenzflächen entsprechen, ist die Cuticula mit der Lamelle durch Bündel von quergestreiften Muskelfibrillen verbunden.

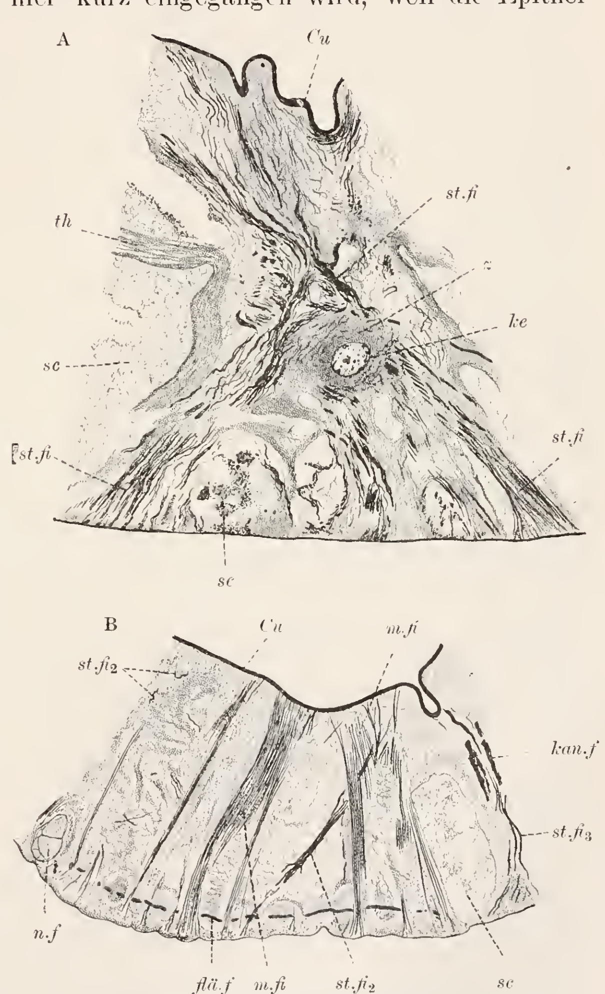


Fig. 337. *Ascaris megalocephala*, Oesophagusanschnitte, A mit Kantenkern (*ke*) am Bulbusende, B mit Muskelfibrillen (*m.fi*) und Nervenstamm (*n.f*). *z* Kantenzelle, *st.fi* und *st.fi*$_1$ aufgesplitterte Enden der longitudinalen Kantenfasern (*kan.f*), an die Grenzlamelle und Cuticula (*Cu*) herantretend, *st.fi*$_2$ unregelmässig angeordnete Stützfibrillen, *st.fi*$_3$ Stützfibrillen, die zu den Kantenfasern in Beziehung stehen, *flä.f* Flächenfasern, *sc* sekretorisches Sare der Drüsenzellen, *th* Theka derselben.

[1]) Im allg. Teil, Abschnitt Cytologie, konnte auf diese interessante Thatsache noch nicht Bezug genommen werden.

Stützfasern sind auch anderorts vielfach entwickelt und stehen zu grossen Kernen in bestimmter Lagebeziehung; besondere Muskelkerne lassen sich dagegen nicht nachweisen. Sowohl die Stützfasern, wie auch die Muskelfibrillenbündel, sind begleitet von einem undeutlich fädig struierten Gewebe, das am reichsten in Umgebung der erwähnten Kerne und der Kantenfasern entwickelt ist. Es bildet gewissermassen die Grundlage des ganzen Oesophagealgewebes und die erwähnten Myo- und Stützfibrillen erscheinen als Differenzierungen desselben. Ueberall lässt es aber Lücken frei, in denen sich die reich verästelten Zellleiber dreier riesiger Drüsenzellen ausbreiten, deren je eine auf ein Drittteil des Oesophagus kommt und dieses der ganzen Oesophaguslänge nach durchsetzt. Zu den Drüsenzellen gehören drei Kerne von ungeheuren Dimensionen, die mit den Kernen der büschelförmigen Zellen an Grösse wetteifern und den Kern der Exkretzelle noch übertreffen (siehe bei Uebersicht und im entsprechenden Kapitel). Sie liegen ziemlich weit rückwärts im sog. Bulbus, der sich bei *A. megalocephala* nur unscharf vom Oesophagus absetzt. Ausserdem findet sich noch in jedem Drittteil des Querschnitts, in medialer Lage, ein Nerv, von denen der dorsale oft nicht mit Sicherheit nachweisbar, aber wohl immer vorhanden ist; sie liegen unweit der Grenzlamelle. In der Nähe des Bulbus enden sie in einem Nervenring, doch gehen auch Nerven von diesem in den Bulbus.

Genauer besprochen seien zuerst die Stützfasern mit den zugehörigen Kernen. Zweierlei Elemente sind zu unterscheiden, die Kantenfasern und die Flächenfasern. Die zugehörigen Kerne kommen nur in grösseren Abständen, also in sehr geringer Zahl vor, und liegen immer zu dritt, also je ein Kern in einem Drittteil des Querschnitts. Kantenkerne kommen nach Looss nur sechs im Ganzen, Flächenkerne dagegen vierundzwanzig vor. Die Kantenfasern bilden unvollständige Längssepten. Als Hauptmasse zeigen sie zwei dicht neben einander stehende, hohe Platten längs verlaufender dicker Stützfasern, von denen Fasern einerseits zur Cuticula der Kante, andererseits zur Lamelle bündelweise abzweigen, und wahrscheinlich unter dichotomer Verästelung an beiden enden. Die starken Fasern sind schlauchartig derart ausgebildet, dass eine längsfibrillär struierte Rinde, die sich intensiv schwärzt, von einem inneren Sarcrest, der an weniger starken Fasern fehlt und auch an den ersteren nicht immer nachweisbar ist, unterschieden werden kann. Im färberischen Verhalten stimmen sie durchaus mit den Stützfasern und Fibrillen des Epiderms und der Muskulatur überein. Den Faserplatten liegen einseitig die grossen Zellkerne an. Sie sind dicht mit Nucleinkörnern erfüllt und zeigen ein Paar Nucleolen. Jeden Kern umgiebt eine Zone dichten Sarcs, das allseitig von Stützfibrillen, die zu den Platten in Beziehung stehen, geflechtweise durchsetzt wird. Das fädig und zugleich undeutlich körnig struierte Sarc hebt sich ziemlich scharf vom anstossenden Drüsengewebe ab, wobei allerdings die Anwesenheit der schwärzbaren Stützfibrillen den Kontrast verstärkt. Die Fibrillen verlaufen in den verschiedensten Richtungen und meist auffallend stark gewunden. Sie lösen sich in feinere Fibrillen auf, deren Endigung nur am Bulbusende (siehe Fig. 337 A) mit Sicherheit festgestellt werden konnte.

Auch die Flächenkerne sind in genau der gleichen Weise struiert und von Stützfibrillen umflochten wie die Kantenkerne. Die Faser-

bündel strahlen von allen Seiten auf je einen Kern ein, so dass das Bild einer riesigen Gliazelle entsteht. Zu den Kernen stehen die regelmässig verteilten Flächenfasern in Beziehung. Sie verlaufen in der Hauptsache longitudinal unter dem Niveau der Kerne und bilden ein dichtes Geflecht, welches sich flächenhaft, in geringem Abstand von der Lamelle, ausbreitet und jederseits in der Nähe der Kantenfasern an der Lamelle inseriert. Auch hier sind die dicksten Fasern vielfach deutlich schlauchförmige Gebilde. Der Kern wird ausser vom Stützfasergeflecht, in gleicher Weise wie die Kantenzellkerne, von dichtem undeutlich fädig-körnigem Sarc umgeben.

Dieses letztere begleitet auch die Bündel von Muskelfibrillen und enthält überall die erwähnten, mehr oder weniger zarten Stützfibrillen, deren Endigungen meist unbekannt bleiben. Ein Ueberblick über das Stützgewebe des Oesophagus lässt also einerseits zwischen den starken typischen Kanten- und Flächenfasern, andererseits zwischen den überall verteilten, vor allem aber in Umgebung der Kerne dicht gedrängt angeordneten, sich durchflechtenden, freien Stützfibrillen unterscheiden. Da die Kanten- und Flächenfasern auch zu den Kernen in Beziehung stehen, so erscheinen sie nur als besondere Differenzierungen eines mächtig entwickelten, allgemein verbreiteten Stützgewebes.

Die Muskelfibrillen sind dem geschilderten Sarc eingelagert und müssen deshalb, da nichts auf eine Kernrückbildung hinweist, als besondere Differenzierung desselben gedeutet werden. Somit würden die Epithelzellen des Oesophagus sowohl Stütz- als Muskelgewebe liefern, wie es ja auch bei den Muskelzellen der Ektopleura der Fall ist. Das Epithel des Oesophagus repräsentiert bei *Ascaris* sowohl Stomoderm als auch die Entopleura; die Zellen erweisen sich als Deckmuskelzellen und sind denen der Cnidarier zu vergleichen, von denen sie sich allerdings formal wesentlich unterscheiden. Das Stomoderm ist seinem histologischen Charakter nach direkt als Ektoderm zu bezeichnen, da das Mesoderm von ihm noch nicht gesondert ist (siehe im allg. Teil bei Architektonik).

Die Muskelfibrillen (Looss) erweisen sich als solche am sichersten durch ihre Querstreifung. Es handelt sich um eine Querstreifung ersten Grades, an der bei Eisenhämatoxylinschwärzung alle Streifen deutlich zu unterscheiden sind (siehe bei Arthropoden und Vertebraten, sowie im allg. Teil Näheres). Jedes Fibrillenbündel löst sich an beiden Enden in die einzelnen Fibrillen auf, die an der Cuticula und Lamelle inserieren. Unter der Cuticula findet sich gegen das Sarc hin ein schmaler heller Aussensaum, der von den distalen Fibrillenenden durchsetzt wird.

Die drei kolossalen Drüsenzellen (Jägerskiöld) bestehen aus einer äusseren, dichtfädigen Theka und innerem lockerem, von Sekretkörnern mehr oder weniger reich erfülltem, Sarc. Die fädige Theka grenzt sich aussen überall ziemlich scharf von den Deckmuskelzellen ab, geht dagegen allmählich in das innere lockere Sarc der Drüsenzellen über, das, wie es scheint (Jägerskiöld), immer von mehr oder weniger bestimmt begrenzten Kanälen durchsetzt wird, die allen Verzweigungen des Drüsenzellkörpers folgen und in denen sich das reife Sekret ansammelt. Welcher Natur dieses ist, lässt sich wegen der unbestimmten Färbung nicht sicher entscheiden; Schleim dürfte es nicht vorstellen. Die dorsale Drüsenzelle zeigt weit vorn eine Ausmündung in das Oesophaguslumen, die von einer dünnen Fort-

setzung der Cuticula ausgekleidet ist. Die ventrolateralen Drüsenzellen sollen an der Grenze des Oesophagus zum Bulbus in ähnlicher Weise ausmünden. Nach Looss beschränken sich die ventrolateralen Zellen bei *A. megalocephala* auf den Bulbus, fehlen also dem Oesophagus ganz; indessen kann in Rücksicht auf die Beschaffenheit des Oesophagusgewebes dieser Anschauung nicht beigestimmt werden; die Zellen scheinen vielmehr ebensoweit, wie die dorsale, nach vorn zu reichen. Auf weitere Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.

Nephridium.

Das Nephridium besteht aus einem rechten und linken intracellulären Kanal, die beide sich vorn, dicht hinter dem Schlundring, zu einem kurzen unpaaren Abschnitt vereinigen, welcher in der ventralen Mediallinie ausmündet. Das ganze Kanalsystem liegt innerhalb einer einzigen ungeheuren Zelle, deren Kern sich vorn am linken Kanal, dicht vor dessen Umbiegung gegen die Ventralseite hin, findet. Am hinteren Ende sind die Kanäle blind geschlossen. Sie verlaufen innerhalb der Seitenwülste, einwärts von der medialen Zellreihe und sind auf dem Querschnitt von rundlicher oder seitlich zusammengedrückter Form. Das Lumen ist von einer kräftigen Cuticula (?) ausgekleidet, an der eine feinere Struktur nicht unterschieden werden kann. Das umgebende Sarc ist von geringer Dicke, meist ventral am stärksten entwickelt, und nicht scharf vom umgebenden Wulstgewebe abgegrenzt. Dagegen unterscheidet man an dem letzteren meist, vor allem ventral, eine deutliche umgebende Zone, in der kräftige Stützfibrillen longitudinal verlaufen. Sie geben Zweige in das nephridiale Sarc ab, die bis zur Cuticula emporsteigen und hier wohl enden dürften. Die genannte Zone wird aussen von tangentialen Stützfibrillen umgrenzt und ist dadurch vom übrigen Wulstgewebe oft scharf gesondert.

Das nephridiale Sarc lässt eine Gerüststruktur nicht deutlich unterscheiden; man sieht nur eine feine helle gleichmässig entwickelte Granulation, die sich nicht färbt und auch keine Eigenfärbung besitzt. Selten kommen färbbare Körner vor. Sie finden sich am reichlichsten in der Kernregion, wo das Sarc zu einem ellipsoiden Zellkörper stark anschwillt und von grossen Vakuolen aufgelockert ist. Diese Vakuolen werden von Körnern, die wohl Exkretkörner sind, umgeben. Auch hier ist im dichten Sarc ein zartes fädiges Gerüst nur andeutungsweise zu erkennen. Der sehr grosse Kern ist dicht erfüllt von einem gleichmässigen Nucleomitom, in welches Nucleolen in unbestimmter Zahl eingelagert sind.

Gonade.

Die Gonaden sind in Form langer Schläuche ausgebildet, die bei beiden Geschlechtern übereinstimmende Gliederung aufweisen. Der unpaare männliche Schlauch zerfällt in den sehr langen Hoden, der sich neben dem Darme in mehreren langen Schleifen aufwindet, und in die relativ weite Vesicula seminalis, die gestreckt nach rückwärts verläuft und mittelst des kurzen Ductus ejaculatorius in die Cloake ausmündet. Die längeren und paarigen weiblichen Schläuche bestehen aus den gleichfalls sehr langen, ähnlich aufge-

wundenen Ovarien und aus den Uteri, die gegen vorn, bis zur Grenze des ersten und zweiten Körperdrittels, verlaufen, hier sich zur kurzen unpaaren Vagina vereinen und ventral ausmünden. Ein kurzes Uebergangsstück zwischen Hoden und Samenblase wird Samenleiter, ein gleiches zwischen Ovarium und Uterus Eileiter genannt. Beide Teile sind dadurch charakterisiert, dass sich hier die Genitalzellen von einer axialen „Rhachis" ablösen, selbständig werden und sich zu den Reifeteilungen anschicken; zugleich tritt auch eine auffallende Veränderung in der Beschaffenheit der Wandung ein, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Im Eileiter erfolgt ferner die Befruchtung durch die bei der Begattung in den Uterus eingeführten Spermien.

Entsprechend dem Entwicklungsgang der Genitalzellen unterscheidet man in Hoden und Ovarium zwei Abschnitte, die in anderer Hinsicht nicht abgegrenzt sind. Der sehr dünne Endabschnitt jedes Schlauches, dessen letzter blinder Teil einen kleinen, von Bindelamellen dicht umsponnenen, Knäuel bildet, repräsentiert die Keimzone und enthält die lebhaft sich vermehrenden Urgenitalzellen, die durch eine Art centrale Zellkuppelung, Rhachis genannt, zusammenhängen. Vom Abschluss der Teilungen an, bis zum Beginn des Samen- oder Eileiters, rechnet man die Wachstumszone, während welcher keine Vermehrung stattfindet, sondern die Oo- und Spermogonien, die aus den Urgenitalzellen hervorgegangen sind, zu beträchtlicher, bei den Ursamen allerdings viel geringerer Grösse heranwachsen, und dabei immer die Verbindung mit der Rhachis wahren. Die zu den Reifeteilungen sich anschickenden Zellen sind als Muttereier und Muttersamen zu bezeichnen. Es gehen aus ihnen die Tochtereier und Tochtersamen und aus diesen in unmittelbarer Folge die Eier und jungen Samen hervor. Die Eier bereiten sich im Uterus zur Furchung vor, beziehentlich wird diese bereits eingeleitet; die Samen differenzieren sich in der Samenblase, kommen jedoch erst im Uterus des Weibchens zur vollen Ausbildung.

Bemerkenswert an diesen Entwicklungsvorgängen ist, dass in den weiblichen Genitalschläuchen weder Auxocyten noch Trophocyten zur Entwicklung kommen; ferner dass die Spermogonien sich nicht teilen, sondern zu relativ beträchtlicher Grösse heranwachsen, und auch die Samen durch Grösse und eigenartige Form, durch Mangel eines Bewegungsapparates, ausgezeichnet sind.

Je nach der Anzahl der Kernschleifen, die bei den Teilungsfiguren in den Genitalzellen auftreten, unterscheidet man zwei Varietäten (Boveri) von *Ascaris megalocephala,* die im übrigen durchaus übereinstimmen. Die eine Varietät, *bivalens* genannt (O. Hertwig), hat die doppelte Anzahl von Miten der anderen Varietät, die entsprechend *univalens* genannt wird. Bei den Urgenitalzell- und Furchungsteilungen treten bei *bivalens* vier, bei *univalens* zwei Schleifen auf; bei den Reifeteilungen hat erstere Form zwei, letztere eine einzige Kernschleife. In der folgenden speziellen Beschreibung wird die Varietät *bivalens* behandelt.

Eine zellige Wand von bemerkenswerter Beschaffenheit ist am ganzen Genitalschlauch, und zwar bei beiden Geschlechtern im wesentlichen übereinstimmend entwickelt. Sie beginnt am blinden Schlauchende mit kleinen, sich vermehrenden Zellen (Wasiliewski), die von den axial gelegenen Urgenitalzellen verschieden, vor allem kleiner und wohl auch anderer Herkunft, sind. Aussen legt sich den Wan-

dungszellen eine dicke homogene Grenzlamelle an, die, wie die des Darmes, jedenfalls vom Bindegewebe geliefert wird.

1. Weibliche Gonade.

Keimzone. In der dünnen Keimzone (Fig. 338) finden sich die Urgenitalzellen als kuglige Elemente in dichter Anordnung und

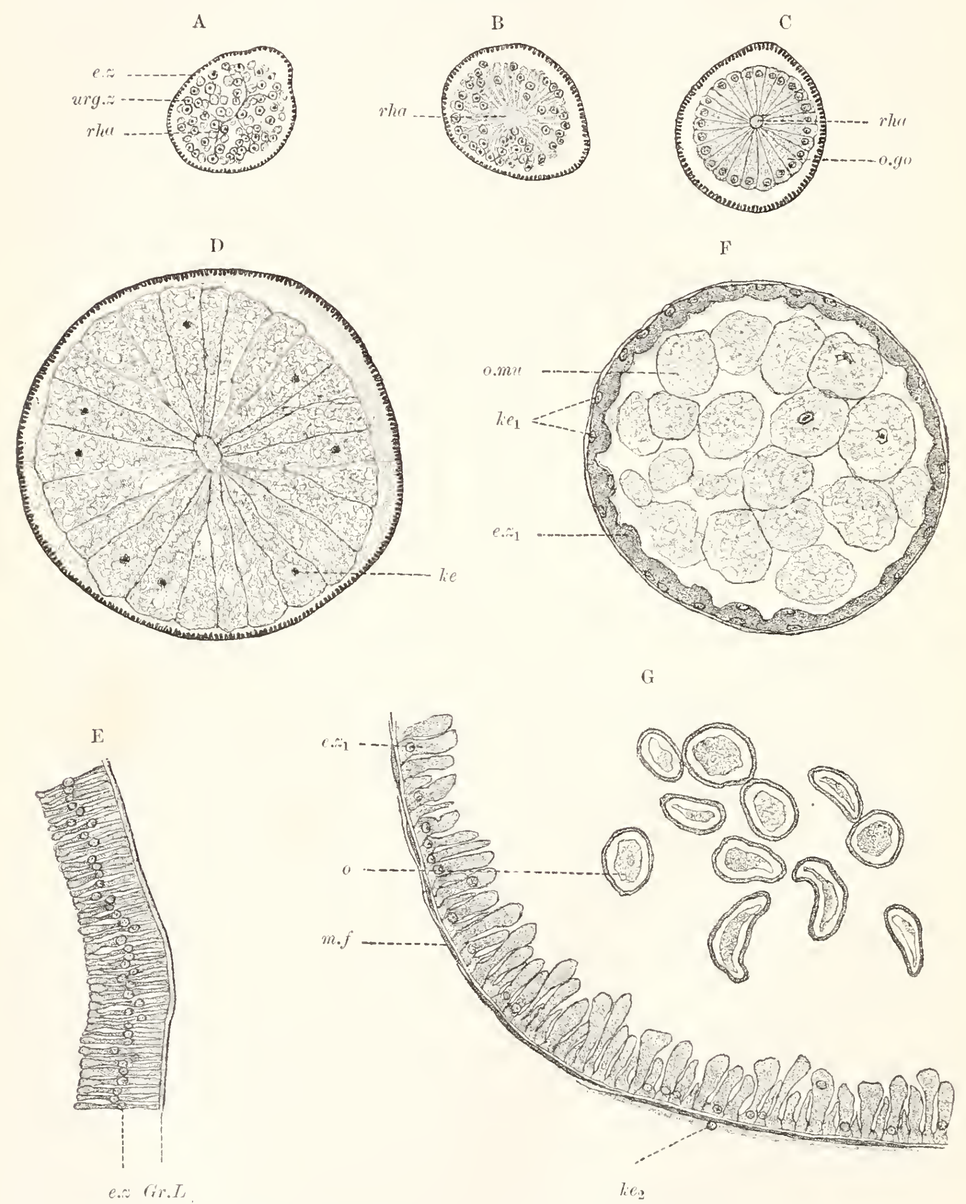


Fig. 338. *Ascaris megalocephala* ♀, Querschnitte durch verschiedene Zonen des Gonadenschlauchs. A Keimzone, B—D Wachstumszone, E, F Eileiter (in E nur Stück der Wandung), G Uterus. *e.z* Epithelzellen des Schlauchs, in E stark wuchernd, in F zu den sekundären Epithelzellen ($e.z_1$) mit grossen Kernen (ke_1) verschmolzen, *Gr.L* Grenzlamelle, *m.f* Muskelfaser, ke_2 zugehöriger Kern, *urg.z* Urgenitalzellen. *o.go* Ovogonie, *o* Ovum, *rha* Rhachis, *o.mu* Mutterei.

lebhafter Vermehrung. Das blinde Ende nimmt eine einzelne, etwas grössere, Urgenitalzelle ein; es folgen die übrigen zuerst vereinzelt nebeneinander, dann in einfacher Schicht im Umkreis der centralen Rhachis gelegen, die das blinde Ende nicht erreicht (Wasiliewski). Die Urgenitalzellen sitzen der Rhachis an, in einer Weise, die mehr aus den Befunden an der Wachstumszone zu erschliessen, als direkt genauer festzustellen, ist; auch betreffs der Beschaffenheit der Rhachis sei auf das folgende Kapitel verwiesen. Die Urgenitalzellen ordnen sich bald in mehreren Lagen, wobei die erst einfache relativ dicke Rhachis sich zu einer dünnen Lamelle abplattet, die sich in vier Lamellen zweiter Ordnung gabelt. An den freien Rändern letzterer erfolgt wieder eine Gabelung zu acht Lamellen dritter Ordnung und an diese erst heften sich die jetzt kolbenförmigen Urgenitalzellen mit ihrem halsartigen Abschnitte an. Auf diesem Stadium erfolgt der Abschluss der Teilungen und es wird von hier an die Wachstumszone gerechnet. Die letzten Teilungsprodukte sind als Oogonien zu bezeichnen, die keine weiteren Teilungen durchmachen.

Die Urgenitalzellen zeigen nur ein spärliches Sarc, das einen dünnen Mantel um den relativ grossen Kern bildet. Das an der Rhachis befestigte Zellende ist als distales, das entgegengesetzte als basales, zu bezeichnen (siehe Wachstumszone). Im Sarc sind Fäden zu erkennen; bei den Zellteilungen lassen sich Centrochondren an den Spindelpolen unterscheiden. Die Spindelfigur hat ein typisches Aussehen. Die Spindel selbst geht aus der Kernmembran hervor und zeigt kräftige leicht schwärzbare Fäden; der kleine Centrochonder ist von einer nicht kreisrunden, sondern etwas abgeplatteten, färbbaren Hülle (Centrosom), vermutlich einer Kittsubstanz, umgeben (Fig. 341), in der die Sarcolinen, die auf den Pol einstrahlen, fixiert erscheinen. Sie ziehen nicht zur freien Endfläche des Centrosoms, sondern zur schmalen Randfläche desselben (Fürst). Der Kern enthält vor der Teilung einen Nucleolus innerhalb eines lockeren Nucleomitoms; bei der Teilung verschwindet der Nucleolus und das Mitom verdichtet sich unter Bildung eines typischen Spirems zu vier Schleifen (Var. *bivalens*), die sich zur Aequatorialplatte der Spindelfigur anordnen und sich längs spalten. Die Tochterschleifen gelangen während der Metakinese an die Spindelpole und lösen sich bei der Zelldurchschnürung in das Nucleomitom des neuen Tochterzellkerns auf.

Einzelne Urgenitalzellen degenerieren, indem ihr Kern zu einem kompakten Körper wird und auch das Sarc homogene Beschaffenheit annimmt (Zwischenkügelchen, O. Hertwig u. a.). Man findet die Zwischenkügelchen noch lang zwischen den heranwachsenden Eizellen, bis sie schliesslich verschwinden. Ferner kommen in der Keimzone, auch in der des Männchens, einzelne Gruppen von Zellen mit im Verhältnis zum Kern grossem Zellleib vor, deren Entstehung und Schicksal unbekannt ist (Wasiliewski).

Wachstumszone. Nach Abschluss der Teilungsvorgänge wachsen die nun vorliegenden Oogonien zu beträchtlicher Grösse heran und ordnen sich dabei zugleich wieder einschichtig im Umkreise der ebenfalls veränderten Rhachis an. Die Oogonien nehmen die Form langer schmaler Kegel an, die zunächst noch verschieden, später gleichlang sind, mit der Basis der Schlauchwandung, mit der schmal abgestutzten Spitze der als centraler dicker Stab entwickelten Rhachis ansitzen. Das Wachstum ist verbunden mit der Aus-

bildung von Vacuolen; der Kern bleibt in basaler Lage. Die Fäden sind an den kegelförmigen Zellen deutlich zu unterscheiden. Sie verlaufen peripher und central, in letzterer Lage durch die Vakuolen im Verlauf beeinflusst, nicht gestreckt, sondern mannigfach gewunden. An der Grenze der Rhachis sind Schlussleisten scharf ausgeprägt. Es scheint als ob hier die Fäden der verschiedenen benachbarten Zellen in einander umbiegen; ein Teil strahlt aber auch in die Rhachis ein, die eine direkte Verlängerung des Sarcs ist und, wie die Zellkörper, auch allmählich einen wabigen Bau annimmt.

Aus diesen Befunden erklärt sich die Bedeutung der Rhachis. Sie erscheint als ein umfangreicher Spindelrestkörper, der allen Zellen gemeinsam ist, entsteht also durch unvollständige Zellteilung. Die Schlussleisten leiten sich jedenfalls von den Schnürringen ab, wie sie bei der Teilung allgemein vorkommen (siehe im allg. Teil und bei Salamanderlarve Näheres). Die Eizellen befinden sich also als Oogonien in echt epithelialer Lage. Uebrigens verschwindet die Rhachis gegen Abschluss des Zellwachstums.

Während der Wachstumsperiode spielen sich im Kern bemerkenswerte Vorgänge ab. Die vier Nucleomiten (Var. *bivalens*) jedes Tochterkerns lösen sich in ein gleichartiges feines Gerüstwerk auf. Aus diesem entwickelt sich ein knäuelartiges Stadium, das wir als Elementarspirem zu bezeichnen haben. Es besteht aus dünnen, zum Teil gestreckt, zum Teil gewunden verlaufenden Fäden, an denen sich Nucleinkörner in regelmässiger dichter Anordnung verteilen. Die als Elementarmiten zu bezeichnenden Fäden liegen sämtlich in peripherer Lage. Sie verlaufen vielfach parallel zu einander und ergeben im ganzen ein sehr zierliches Bild. Endigungen sind nicht mit Sicherheit festzustellen, so dass die Zahl der Miten unbekannt bleibt; schwerlich dürfte aber nur ein einziger Faden vorhanden sein.

Das folgende Stadium stimmt ganz mit dem entsprechenden Stadium der Spermogonienentwicklung überein. Da es hier nicht in allen Phasen so gut wie dort studiert werden konnte, sei in der Hauptsache auf jenes Kapitel verwiesen. Aus dem zarten Knäuel entwickelt sich eine einseitig gelegene dichte Verschlingung der Elementarmiten (Synapsisstadium), wobei letztere untereinander zu dickeren Miten sich zusammenfügen. Die Elementarmiten sind zunächst noch fast glatt begrenzt; allmählich aber weichen die Nucleinkörner weiter auseinander und die Miten durchsetzen auch das Kerninnere. Ein Nucleolus tritt auf. In diesem Zustande erhält sich das Synapsisstadium durch die Wachstumszone hindurch. Die Zellkegel nehmen unterdessen an Dimension beträchtlich zu. Sie wahren mit der stabförmigen Rhachis Zusammenhang, deren Beschaffenheit eine gleich wabige wie die des Sarcs ist. Dotterkörner fehlen vollständig. Der Kern liegt nicht mehr basal; ein kinetisches Centrum konnte nicht festgestellt werden. Nach Abschluss des Wachstums treten mannigfache Veränderungen ein. Die Eizelle ist jetzt als Muttererei, dessen Schicksale im nächsten Kapitel besprochen werden, zu bezeichnen.

Reifungszone. Nach Abschluss des Wachstums wird das nun vorliegende Mutterei selbständig und zugleich verschwindet die Rhachis. Der Kern rückt gegen die Mitte des zunächst noch kegelförmigen Zellkörpers und letzterer rundet sich ab, so dass das Mutterei ellipsoide Form annimmt. Das Sarc bewahrt den schaumigen Charakter, dessen Entstehung in der Wachstumszone zu verfolgen war; in den

späteren Stadien der Reifung verdichtet es sich mehr und mehr, wobei die Zelle rein kuglige Gestalt gewinnt. Jetzt ist auch eine fädige Struktur im Sarc wieder deutlicher wahrnehmbar. Die Fäden sind individualisierte Gebilde, denen kleine schwärzbare Körnchen (Desmochondren) ansitzen. Sie verlaufen in Windungen, entsprechend den vorhandenen Vakuolen, und sind nicht auf längere Strecken zu verfolgen.

Die Region des Genitalschlauches, in welcher die Eizellen selbständig werden, ist der Eileiter. Bis zum Endabschnitt desselben dringen die Spermien vor und es erfolgt hier die Befruchtung, indem ein Spermion an beliebiger Stelle, mit dem kernhaltigen Teile (Kopf) voran, in ein Mutterei eindringt. Sofort nach der Befruchtung verhält sich das Mutterei ablehnend gegen Eindringungsversuche anderer Spermien, so dass normalerweise keine Polyspermie eintritt. Zugleich wird eine helle Dotterhaut deutlich, die sich sofort nach der Befruchtung vom Ei abhebt, dem Ei eine scharfe glatte Kontur giebt und allmählich beträchtliche Dicke gewinnt. Sie besteht aus einer zarten, leicht färbbaren, Aussenschicht und einer viel dickeren geschichteten Innenlage, die als Ausscheidungsprodukt der Zelle anzusehen ist. Da zugleich die grossen peripheren Vakuolen des Sarcs nach und nach verschwinden, dieses überhaupt eine dichtere Beschaffenheit annimmt, so dürfte das Material der Innenlage der in den Vakuolen aufgespeicherten Zwischensubstanz entstammen. Das eingedrungene Spermion wandert gegen den Mittelpunkt des Muttereies hin und macht verschiedene Veränderungen durch, indem der Glanzkörper sich auflöst, das vorhandene Sarc degeneriert und der kuglige Nucleomklumpen zunächst in die zwei Nucleomiten, die ihn bildeten, zerfällt, dann mehr und mehr den Charakter eines Kerns gewinnt (siehe darüber bei Teilung).

Der Kern des Muttereies macht die gleichen Vorbereitungen zu den Reifeteilungen durch, wie sie bei den Muttersamen ausführlicher beschrieben werden. Kurz zusammengefasst sind sie folgende. Aus der einseitig gelegenen Verschlingung und den davon ausstrahlenden feineren und gröberen Balken entwickeln sich zwei gedrungene Nucleomiten (Var. *bivalens*), deren jede sich aus vier kurzen neben einander gelegenen und durch Brücken zusammengehaltenen Stäben aufbaut (heterotypische Miten). Den Miten liegen Fäden zu Grunde, die gegen die Kernmembran hin ausstrahlen; eine genaue Analyse siehe bei den Samenzellen. Ein Nucleolus ist auf diesem Stadium nicht mehr nachzuweisen.

Die Kernmembran hat schon während der Wachstumsperiode unregelmässige Konturen angenommen. Sie erscheint durch benachbarte Vakuolen sphärisch eingebuchtet und liegt den Nucleomiten oft dicht an. Während das Spermion in die Eizelle eindringt und zum Zellmittelpunkt hinwandert, verlässt der Kern das Centrum und begiebt sich zur Peripherie, wo sich die Reifeteilungen (Fig. 339), die zur Bildung der Richtungszellen führen, abspielen. Dabei löst sich die Kernmembran in Fäden auf, die entsprechend den zackigen Fortsätzen des Kerns einander parallel verlaufen. Allmählich entsteht die kurze gedrungene tonnenförmige Spindel, deren Fäden wohl allein von der aufgelösten Kernmembran, vielleicht aber auch zum Teil von Fäden, die zu den Nucleomiten in Beziehung stehen (Boveri), herrühren. Die Längsachse der Spindel liegt zunächst beliebig, zuletzt radial zur Peripherie

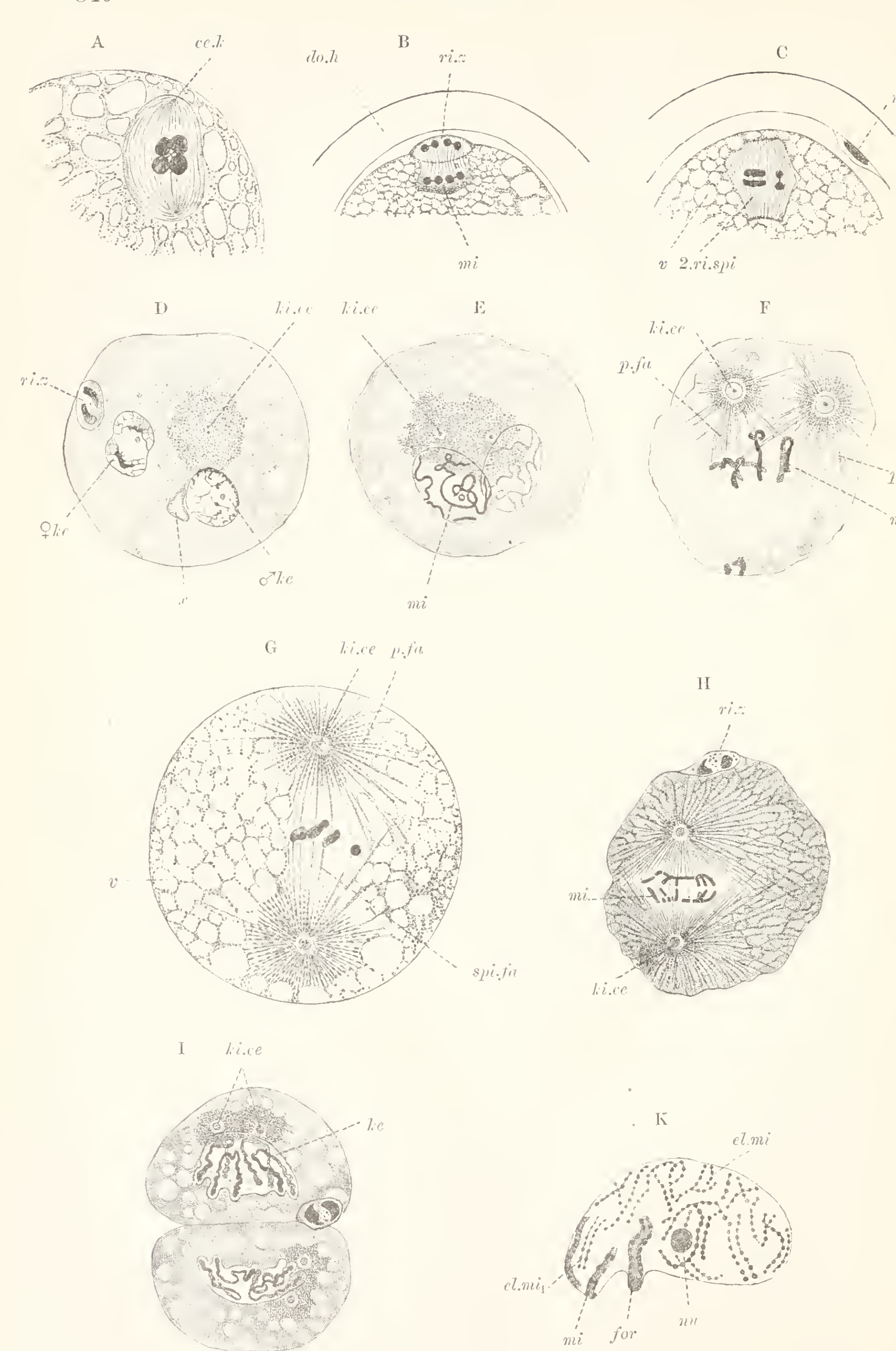


Fig. 339. *Ascaris megalocephala*, Reifung der Eizelle und erste Furchungsteilung. A Mutterei. B, C Tochterei, D—I befruchtetes Ei in Furchung. K Dispirem einer ersten Furchungszelle. A nach FÜRST, B–I nach BOVERI. *ce.k* Centralkorn, *ki.ce* kinetisches Centrum, *p.fa* Polfaden, *v* Vakuolen, *spi.fa* Spindelfaden, *el.mi* Elementarmiten, $el.mi_1$ desgl. paarig geordnet, *mi* Miten, *nu* Nucleolus, *for* Kernausbuchtung, *ke* Kern, *ri.z* Richtungszelle, *ri.spi* Richtungsspindel, *do.h* Dotterhaut.

des Muttereies, wobei der äussere von beiden abgestumpften Polen die Peripherie direkt erreicht; im Aequator liegen die beiden Nucleomiten neben einander. Sie zeigen jetzt schärfere Begrenzung; an jedem Stabe inseriert eine Anzahl Spindelfäden. Die Spindelpole schwärzen sich leicht; bei starker Differenzierung wird gelegentlich dicht am Pol und einwärts von ihm, von den Fadenenden umhüllt, ein Centrochonder sichtbar (Fürst), der wahrscheinlich dem Kerne entstammt. Dafür spricht, dass es nicht gelingt, in den wachsenden Oogonien neben dem Kern ein kinetisches Centrum aufzufinden. Das Sarcgerüst bleibt unabhängig von ihm; indessen liess sich in vereinzelten Fällen (Fürst) eine typische Polstrahlung bei zugleich viel deutlicher hervortretenden, direkt am Pol gelagerten, Centrochondren nachweisen.

Die Metakinese erfolgt wie an den Muttersamen (siehe dort). Die Tochtermiten scheinen durch Verbindungsfäden zusammenzuhängen; wahrscheinlich handelt es sich aber um Centralspindelfäden. An diesen entwickeln sich Querverbindungen, die eine Schnürplatte bilden. Nun erfolgt die Durchschnürung der Spindelfigur und der peripher gelegene, abgetrennte Teil wird, von sehr spärlichem Sarc umgeben, zum ersten Richtungskörper, der nach aussen, zwischen Haut und Eizelle, zu liegen kommt. Letztere ist jetzt als Tochterei zu bezeichnen.

Die einwärts gewendete grössere Spindelhälfte bildet sich zu einem unregelmässig begrenzten Kernbläschen um, in dem die beiden Tochtermiten unverändert verharren. Bei der unmittelbar anschliessenden zweiten Reifeteilung steht die Spindel wieder senkrecht zur Peripherie, berührt dieselbe mit dem äusseren Pole und hat die gleiche Tonnenform wie die erste. Centrochondren sind in gleicher Lage wie an der ersten Richtungsspindel nachweisbar (Fürst). Die zwei Tochtermiten erfahren jetzt eine Drehung, derart, dass die vier vorhandenen Nucleomstäbe nicht mehr in einer Ebene neben einander liegen, sondern je zwei sich einem Pole zuwenden. Bei der Metakinese gelangen somit die beiden Stäbe jeder Mite zu verschiedenen Polen. Die Abtrennung des äusseren Tochtersterns erfolgt wie bei der ersten Reifeteilung und führt zur Ausstossung des zweiten Richtungskörpers. Jetzt ist die Eizelle als Ei zu bezeichnen.

Furchung. Die im Ei verbliebene Spindelhälfte bildet sich zu einem kleinen Kernbläschen um, in dem rasch die beiden (Var. *bivalens*) Nucleomstäbe, die Viertel der in den Muttereiern ausgebildeten heterotypischen Nucleomiten, unregelmässige Form annehmen, in feine Fortsätze auswachsen und sich schliesslich in ein lockeres Mitom auflösen, in dem die Anordnung der Fäden, wie es scheint, eine gesetzmässige ist. Die Beteiligung der sog. Verbindungsfäden an der Kernbildung bleibt fraglich (Boveri). Allmählich vergrössert sich das Bläschen und wird zum weiblichen Vorkern, der gegen die Mitte des Eies hinwandert. Genau die gleichen Vorgänge spielen sich auch am männlichen Vorkern ab. Im Einzelnen lässt sich feststellen, dass die übernommenen Miten völlig selbständig erscheinen und jedes gesondert dem Auflösungsprozess anheimfällt, aus dem dünne, gewunden verlaufende Fäden in peripherer Lage hervorgehen. Die Selbständigkeit ist in jenen seltenen Fällen am sichersten zu konstatieren, in denen sich jede einzelne Mite in einem eigenen Kernbläschen entwickelt. Der Innenraum des Kerns ist zunächst frei von Fäden, nur von heller Lymphe erfüllt. Von den ursprünglichen Stäben erhalten sich noch

lange Brocken, die erst nach und nach verschwinden. Man sieht an solchen Stellen deutlich, wie von den Brocken mehrere Fäden (Elementarmiten) ausgehen, an denen Nucleinkörner in regelmässiger Anordnung ansitzen.

Nach völliger Zerstreuung der Elementarmiten tritt wieder eine Verdichtung ein, indem die Miten der ersten Furchungsteilung zur Ausbildung gelangen. Uebereinstimmend im männlichen und weiblichen Vorkern, die nun nebeneinander gelegen und manchmal auch miteinander verschmolzen sind, entwickeln sich je zwei dicke und lange Schleifen, die den ganzen Kernraum durchsetzen. Sie gehen, wie sich mit Sicherheit nachweisen lässt, durch Aneinanderlagerung von Elementarmiten hervor; nur die Zahl der letzteren konnte nicht sicher festgestellt werden, doch ist wahrscheinlich, dass je vier sich zusammenlegen. Die Miten zeigen zunächst deutlich eine nicht färbbare fädige Grundlage und in regelmässigen Abständen grobe Nucleinkörner. Sie verlaufen stark gewunden und in vorwiegend peripherer Lage. Indem die Elementarmiten völlig verschwinden und die ausgebildeten Miten eine kompakte Beschaffenheit annehmen, entsteht ein Knäuel (Spirem), der aber von Anfang an aus zwei gesonderten Miten besteht (Boveri).

Die Schleifen verkürzen sich nach und nach, wobei die Nucleinkörner sich dicht aneinanderfügen, und werden derart zu dicken Gebilden von völlig glatter scharfer Begrenzung. Allmählich verschwindet auch die Kernmembran und die Schleifen kommen derart frei ins Sarc zu liegen. Die Nucleolen sind nicht mehr nachweisbar. Die Schleifen erscheinen zuletzt in der Mitte bandartig abgeplattet, dagegen an den Enden leicht keulig verdickt; sie sind in der Mitte scharf gebogen, im übrigen von leicht geschlängeltem Verlaufe.

Inzwischen hat sich die Spindelfigur entwickelt. Vom eingedrungenen Spermion bleibt ausser den Nucleomstäben mit ihren eingelagerten Gerüstfäden und der zugehörigen Kernmembran, die wohl auch vom Spermion stammt, nur das kinetische Centrum erhalten, während das Sarc mit dem Glanzkörper degeneriert. Letzterer verschwindet rasch, ersteres ist noch längere Zeit als ein dichter, leicht färbbarer Klumpen zu unterscheiden. Um das kinetische Centrum, das zunächst nicht sicher nachweisbar ist, ordnet sich das Sarcgerüst des Eies dichter an als im übrigen Zellbereiche, so dass im Ei eine mittlere, dicht struierte, rund umgrenzte, Sphäre, die aber nicht scharf vom übrigen Gerüst gesondert ist, hervortritt (Centrosphäre). Während die Furchungsschleifen sich herausbilden, wird das kinetische Centrum in Form eines Diplochonders deutlich. Die Sphäre liegt beiden Vorkernen innig an, buchtet sogar die Kernmembranen ziemlich tief ein. Die Glieder der Diplochondren rücken auseinander, wobei auch die Sphäre sich in zwei Hälften teilt, von denen jede einen Centrochonder umgiebt. In jeder Sphäre sind Fäden in leicht geschlängeltem Verlaufe nachweisbar, die undeutlich auf das Centrum einstrahlen. Die enge Benachbarung der Fäden und die dichte Anordnung feiner schwärzbarer Körnchen (Desmochondren) an ihnen bedingt das markante Hervortreten der geschilderten Sarcstellen; in der Umgebung zeigt das Sarc die vielfach erwähnte vakuolige Struktur. Nach der Trennung wachsen die Centrochondren scheinbar zu beträchtlicher Grösse heran. Doch lässt sich durch scharfe Differenzierung nachweisen, dass sie sich nur mit einem intensiv

schwärzbaren dicken Mantel umgeben haben (Centrosom), im übrigen aber die geringe Grösse wahren (Boveri). Der Mantel dürfte eine zähe Kittmasse repräsentieren, in welcher die Gerüstfäden, die bis unmittelbar an das Centrosom in nun immer deutlicherer radialer Anordnung herantreten, fixiert sind. Die radiale Anordnung der Fäden tritt nach und nach auch in der Umgebung der Sphären hervor und es lassen sich unschwer günstig getroffene Fäden vom Centrosom bis zur Peripherie der Zelle, nach allen Richtungen hin, verfolgen. Jede Sphäre umgiebt sich derart mit einer Strahlung (Polstrahlung). Eine Anzahl dieser Strahlen steht in Berührung mit den in zwei Gruppen unweit der Sphären verteilten Kernschleifen, und zwar derart, dass etwa 20 Fäden (Boveri) an einer einzelnen Schleife längs deren dem betreffenden Pole zugekehrten Kante inserieren. Zunächst sind die Spindelfäden am mittleren Bereich jeder Schleife bemerkbar. Ueber die Ableitung dieser Spindelfäden ist nichts Bestimmtes auszusagen. Sie können aus Sarcfäden entstanden sein, indem erst sekundär und zufällig der künftige Spindelfaden mit der Nucleomite in Verbindung tritt. Wahrscheinlicher aber ist, dass sich die Spindelfäden wie sonst von der Kernmembran ableiten und die Beziehung der Sphären zu den Schleifen von Anfang an bestanden hat. Dafür spricht das Undeutlichwerden der Kernmembran kurz nach der Teilung des Diplochonders, wenn sich die Sphären von den Nucleomiten entfernen; ferner dass man immer die Spindelfäden an den Schleifen enden sieht, was bei anderer Entstehung unerklärt bliebe.

Allmählich entwickelt sich der Mutterstern, indem alle vier Kernschleifen sich zwischen die Pole, in regelmässiger Entfernung von diesen, einlagern. Inwieweit hierbei Kontraktionen der Spindelfäden mitwirken, bleibt fraglich; immerhin erscheinen diese kräftiger als die übrigen Strahlen und sind auch fibrillenartig glatt begrenzt, nicht gekörnt. Die Schleifen wenden den Krümmungswinkel der Spindelaxe zu, während die verdickten Enden nach auswärts divergieren. Es wird jetzt, vielfach auch schon früher, eine Längsspaltung der Schleifen, ein Zerfall in Tochterschleifen, bemerkbar. Wir können diesen nicht auf eine Teilung der Nucleinkörner in den Schleifen, sondern nur auf Nachlassen des innigen Verbandes der Elementarmiten, welche eine Schleife bilden, zurückführen. Auf dem Stadium des Muttersterns tritt auch eine Teilung des Centrochonders jedes Poles ein. Während der Metakinese, also wenn die Tochtermiten sich den Polen nähern, plattet sich das Centrosom ein wenig ab und wird gleichzeitig etwas kleiner; später nimmt es wieder runde Form an. Bei der Verlagerung der Tochterschleifen gegen beide Pole hin treten zwischen ihnen sog. Verbindungsfäden auf; wahrscheinlich handelt es sich um Centralspindelfäden. Die Schleifenenden folgen der mittleren Partie oft langsamer nach und liegen dann zunächst in Richtung der Spindelfäden; sie werden gewissermaassen nachgezogen, was dafür spricht, dass die Spindelfäden vorwiegend an der mittleren Schleifenpartie inserieren. Während der Metakinese nähern sich die Spindelpole der Zellperipherie durch Kontraktion der Polfäden (van Beneden).

Die Tochterplatten rücken nicht bis unmittelbar an die Pole heran. Während sich die Zelle entsprechend dem Spindeläquator einzuschnüren beginnt, und auch das Bündel der sog. Verbindungsfäden in der Mitte dünner wird, beginnt bereits eine Auflösung der Tochterschleifen. Der Durchschnürung des Zellleibs geht die Bildung einer

Schnürplatte voran, welche die Grenzfläche der beiden ersten Furchungszellen markiert. Wie diese Platte entsteht, ist noch nicht genauer dargestellt. Sie erscheint als eine durch Körner vermittelte Verbindung der Gerüstfäden. Während die Tochterzellen somit zunächst mit breiten Flächen aneinanderstossen, tritt später eine Abrundung jeder Zelle ein, so dass die Berührungsfläche weniger umfangreich wird.

Bei der Auflösung der Tochterschleifen bewahren dieselben, nach Boveri, insofern ihre Selbständigkeit, als sich in dem neu entstehenden Kerne, an der vom Pole abgewendeten Seite, das nucleomtragende Fadenwerk in deutlich gesonderte Bezirke gliedert, deren jeder einer Tochterschleife, bez. den Endabschnitten derselben, entspricht. Der Kern erscheint, entsprechend diesen Enden, in Zipfel ausgezogen, innerhalb welcher die Auflösung erst relativ spät eintritt. An günstigen Präparaten ist der Zerfall jeder Tochtermite in zwei Elementarmiten festzustellen. Ein Nucleolus tritt sehr bald auf. Aus dem Elementarmitom entstehen die vier Miten der zweiten Furchungsteilung. Während sie sich entwickeln, wandern beide Centrosomen auseinander, was zugleich zur Teilung der Gerüstsphäre führt, und nehmen an Grösse beträchtlich zu. Auf den weiteren Verlauf dieser und der folgenden Teilungen kann hier nicht eingangen werden. Erwähnt sei nur, dass die Selbständigkeit der männlichen und weiblichen Kernschleifen von Herla und Zoja bis zum Zwölfzellenstadium der Furchung konstatiert wurde; ein bedeutsamer Befund, der in Zusammenhang mit Mitteilungen Häcker's u. a. über Arthropoden eindringlich dafür spricht, dass die Elementarmiten dauernd selbständige Gebilde sind und ein echter Knäuel, im Sinne Flemming's, nirgends existirt. Ferner sei der Nachweis einer Nucleomdiminuition in den somatischen Zellen (Boveri) erwähnt, die durch Abstossung der Endabschnitte der Schleifen bei späteren Furchungsteilungen in jenen Zellen, die nicht zu Geschlechtszellen werden, zustande kommt. Das abgestossene Nucleom geht zu Grunde.

2. Männliche Gonade.

Keimzone. Unterschiede der männlichen Keimzone zur weiblichen sind zunächst nicht nachzuweisen. Wir finden hier wie dort die sich vermehrenden Urgenitalzellen an einer reich verästelten Lamelle (Rhachis) ansitzen, die indessen gegen die Wachstumszone hin nicht einfach stabförmige Gestalt annimmt, sondern in getrennte Unterlamellen zerfällt. Der Bau der Urgenitalzellen ist bei ♂ und ♀ der gleiche. Form und Zahl der Nucleomiten, an welchen bereits die künftigen Tochtermiten gesondert sind (Brauer), zeigt Fig. 340.

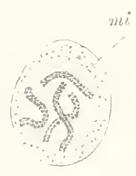


Fig. 340. *Ascaris megalocephala* ♂, Urgenitalzelle. *mi* Miten.

Wachstumszone. Die aus der letzten Teilung in der Keimzone sich ergebenden Elemente sind als Spermogonien (Ursamen) (Fig. 341) aufzufassen. Sie machen, im Gegensatz zu den Ursamen anderer Tiergruppen, keine weiteren Teilungen durch, wachsen vielmehr zu einer relativ nicht unbeträchtlichen Grösse, innerhalb der lang gestreckten Wachstumszone, heran. Dieser Wachstumsvorgang unterscheidet sich von dem der Oogonien insofern, als die Spermo-

gonien immer vielschichtig angeordnet bleiben; der Zusammenhang der Zellen mit der Rhachis ist leicht zu übersehen. Die kleinen

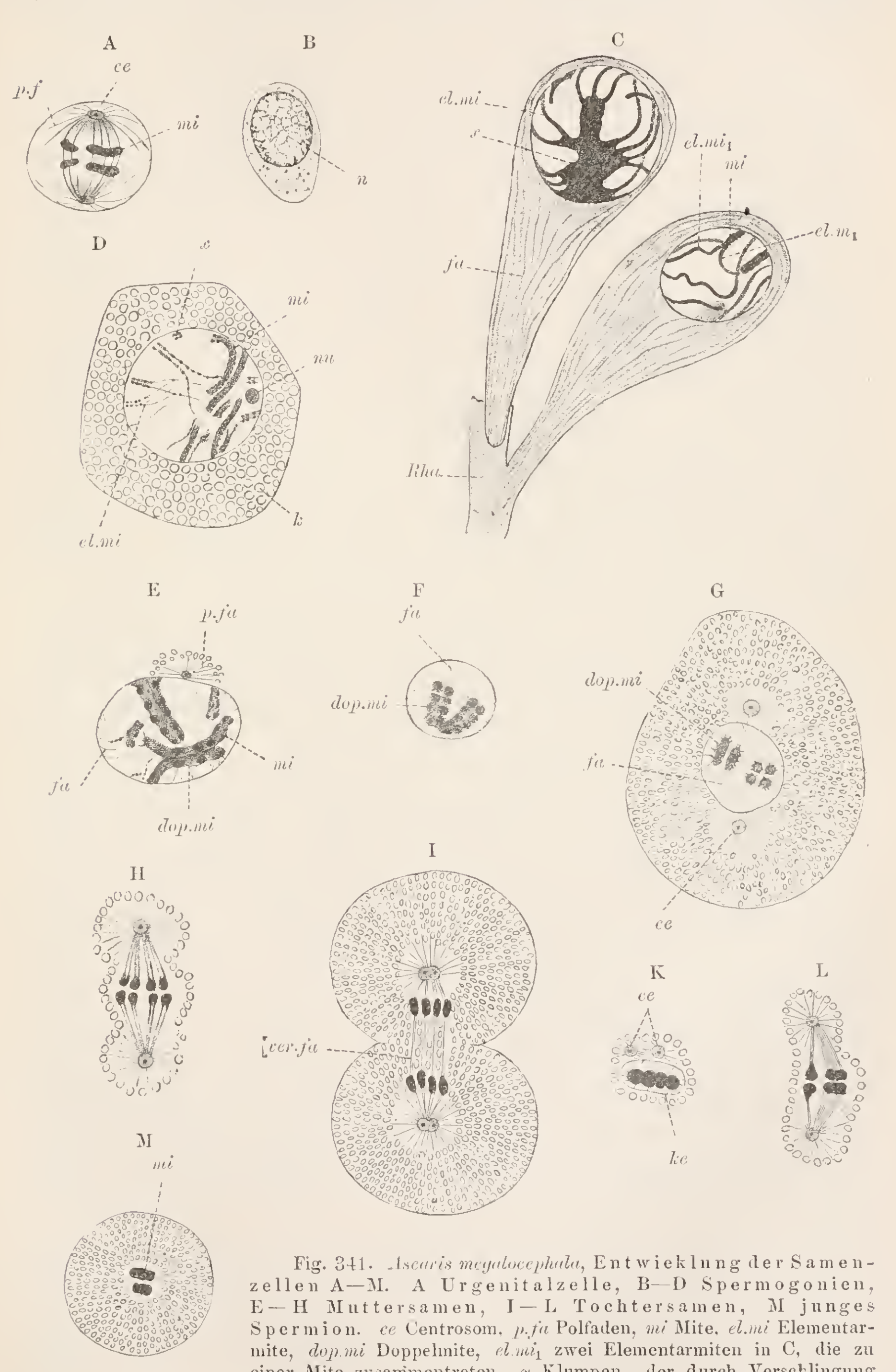


Fig. 341. *Ascaris megalocephala*, Entwicklung der Samenzellen A—M. A Urgenitalzelle, B—D Spermogonien, E—H Muttersamen, I—L Tochtersamen, M junges Spermion. *ce* Centrosom, *p.fa* Polfaden, *mi* Mite, *el.mi* Elementarmite, *dop.mi* Doppelmite, *el.mi*₁ zwei Elementarmiten in C, die zu einer Mite zusammentreten, *x* Klumpen, der durch Verschlingung von Elementarmiten gebildet wird, *fa* Kernfaden, *nu* Nucleolus, *k* Dotterkörner, *ke* (K) Kern, *ver.fa* sog. Verbindungsfäden, *Rha* Rhachis. A nach FÜRST, B, F—M nach BRAUER.

Ursamen bewahren kuglige oder polygonale, durch die anstossenden Elemente beeinflusste, Gestalt. Im Sarc treten keine Vakuolen, dagegen reichlich Dotterkörner, auf, welche die Unterscheidung eines Gerüsts erschweren. Eine Orientierung der Zellen ist später nicht möglich.

Der Kern zeigt dieselben Vorgänge wie in der Oogonie. Zunächst entwickelt sich aus den Tochtermiten, welche jede Spermogonie übernimmt, ein sehr gleichmässiges, dichtes Elementarspirem, mit peripher gelegenen Elementarmiten (B, C der Figur). Sehr bald tritt einseitig eine Verschlingung (Synapsisstadium) auf, während gleichzeitig die Elementarmiten sich zu viert aneinanderlegen. Dieser, von Brauer genau geschilderte, nur in anderem Sinne[1]) gedeutete, Vorgang ist mit voller Sicherheit nachzuweisen. Die Verschlingung erscheint an älteren Stadien vorwiegend von vierteiligen Miten, die ihren zusammengesetzten Bau stellenweis deutlich zeigen, gebildet. Dabei beobachtet man vielfach, dass sich die Nucleinkörner an jenen Abschnitten der Elementarmiten, die innerhalb der Verschlingung liegen, dichter zusammendrängen, als an den frei im Kernraum gelegenen; letztere sind sogar nicht selten frei von Nucleom und erscheinen als einfache Fäden, die, wie es scheint, durch angelagerte winzige Desmochondren undeutlich geschwellt werden. Diese bemerkenswerte Verteilung des Nucleoms steigert sich später immer mehr; fast immer aber lässt sich feststellen, dass die nucleomfreien Fäden in Verlängerung nucleomtragender liegen, sich also von diesen ableiten. — Zwischen den Fäden liegen ein oder zwei Nucleolen von rundlicher Form.

Reifungszone. Die Reifung spielt sich an den Muttersamen ab und führt nach zweimaliger Teilung zur Bildung der jungen gleichgrossen Spermien. Als Muttersamen ist der ausgewachsene Ursamen zu bezeichnen, dessen Kernsubstanz Vorbereitungen zur Teilung trifft. Die Vorbereitungen schliessen unmittelbar, ohne dass ein bestimmter Zeitpunkt des Beginnes anzugeben wäre, an die bereits beschriebenen Kernveränderungen an. Sie bestehen in einer fortschreitenden Verdichtung des Nucleomitoms. An die Ausbildung kräftiger Nucleombalken, die je von vier Elementarmiten gebildet werden, also den Miten entsprechen, welche typischer Weise bei Teilungen auftreten, schliesst sich innerhalb der Verschlingung die Entstehung heterotypischer Miten an, die als Doppelbildungen aufzufassen sind. Die Balken legen sich paarweis an einander (E der Figur) und es entstehen dadurch voluminöse, anscheinend verzweigte, Gebilde, die längs einer linaren Achse das Nucleom in regelmässig verteilten derben Körnern zeigen. Wenn alle Unregelmässigkeiten geschwunden sind, enthält der Kern ein heterotypisches Spirem, das, nach Brauer, von einem zusammenhängenden dicken, kurzen, gewundenen Nucleomstrang gebildet wird; dieser soll erst sekundär durch Quergliederung in die zwei heterotypischen Miten zerfallen, wahrscheinlich sind aber beide von Anfang an gesondert. Die Stränge verkürzen sich und es treten an ihnen vier Teilelemente hervor; jeder Strang bildet zuletzt eine dicke kurze

---

[1]) Nach Brauer entstehen die Vierergruppen der Nucleinkörner durch vierfache Teilung eines einzelnen Kornes. Dagegen spricht aber erstens die Beziehung des Mitoms auf dem Synapsisstadium zu dem Elementarspirem, wie es nach Abschluss der Teilungen in der Keimzone vorliegt, zweitens die häufige Beobachtung, dass von Vierergruppen aus Elementarmiten divergierend ausgehen, was auf eine successive Annäherung der erst selbständigen Elementarmiten hinweist (siehe auch bei Amphibien weiteres).

Nucleommasse, die aus vier dicht an einander gelagerten Stäben, nach Art der von den Eizellen geschilderten Elemente, besteht. Der Nucleolus ist noch neben beiden heterotypischen Miten nachweisbar.

Aus dem Mitgeteilten ergiebt sich, dass die in ihrer Form von typischen Elementen abweichenden Miten der Reifeteilungen (sog. heterotypische Schleifen) Doppelmiten vorstellen (siehe auch beim Salamander), die durch Aneinanderlagerung zweier normaler Miten auf dem Synapsisstadium zu stande kommen. Die für *Ascaris* charakteristische Zusammensetzung der heterotypischen Mite aus vier Stäben entspricht nicht etwa einer Vereinigung von vier typischen Miten, sondern beruht nur auf einer bestimmten Gruppierung der acht Elementarmiten.

Aus der Zahl der zu einem Stab in Beziehung stehenden nucleomfreien Fäden lässt sich auf die Zahl der in jenen eingegangenen Elementarmiten nicht ohne weiteres schliessen. Wir sahen zwar, dass die letzteren durch lokale Aneinanderdrängung der Nucleinkörner, zu teilweis nucleomfreien Fäden wurden, die von jedem Stabende ausstrahlen; doch ist die Möglichkeit gegeben, dass auch Fäden, die nicht Träger des Nucleoms sind (eventuelle Centralspindelfäden), an den Stäben anhaften. Zuletzt, wenn die Spindelfigur zur Entwicklung kommt, sind abgehende nucleomfreie Fäden nicht mehr sicher zu unterscheiden. Die Kontraktion der Elementarmiten, die ja bei jeder Teilung beobachtet wird, ist aufs höchste gestiegen.

Während der Ausbildung der Nucleomiten erhält sich der Nucleolus, der gelegentlich auch paarig ist, lange sichtbar, bis er schliesslich, bei Ausbildung der Spindelfigur, nicht mehr unterschieden werden kann. Dicht am Kern erscheint erst spät, nach Ausbildung der Vierergruppen, ein Centrochonder, dessen Ableitung nicht bekannt ist. Bei Var. *univalens* tritt er im Kern auf (Brauer). Er teilt sich oder ist vielleicht von allem Anfang an als Diplochonder vorhanden; er erscheint sofort als kinetisches Centrum, da das Sarcgerüst sich strahlig zu ihm anordnet. Unmittelbar umgiebt ihn eine leicht färbbare homogene Substanz in Form eines kugligen Centrosoms, in dem das Gerüst fixiert erscheint. In der Nähe des Centrosoma fehlen die Dotterkörner, so dass die Strahlung hier deutlich hervortritt. Bei der Teilung des Centrochonders teilt sich auch das Centrosom und die Strahlung; die beiden kinetischen Centren rücken längs der Kernmembran aus einander, bis sie opponierte Stellung einnehmen. Nun wird die Kernmembran, die deutliche Beziehungen zu den Centrosomen aufweist, aufgelöst und die Spindelfigur hergestellt, in deren Aequator beide vierteilige Miten zu liegen kommen. Wahrscheinlich wird die Spindel von der Kernmembran gebildet, zu welcher die Centren sehr deutliche Beziehungen zeigen.

Beide Reifeteilungen folgen rasch auf einander. Bei der Auflösung der Kernmembran kommen die Nucleomiten in direkte Berührung mit den Dotterkörnern. Sie erscheinen jetzt durch den Ansatz der Spindelfäden an den den Polen zugewendeten Seiten in kurze Fortsätze ausgezogen, deren jeder einem Faden entspricht. Gegen jeden Pol hin werden zwei Stäbchen einer Vierergruppe verlagert; zwischen den auseinander weichenden Stäbchen spannen sich sog. Verbindungsfäden aus. So entstehen die Tochtersterne; zugleich streckt sich in entsprechender Richtung die ganze Zelle und die an den Spindelpolen gelegenen Centrochondren teilen sich in Vorbereitung

zur nächsten Teilung. Die Zelle schnürt sich quer durch und es liegen nun zwei Tochtersamen vor. In jedem bildet sich im Umkreis der zwei aus paarigen Stäben gebildeten Tochtermiten eine Kernmembran und von den Miten gehen wieder Gerüstfäden aus (Brauer). Die beiden neuen kinetischen Centren wandern aus einander, bis sie in opponierte Stellung gelangen; es erfolgt sofort die Bildung einer neuen Spindelfigur und bei der anschliessenden Teilung gelangt zu jedem Pole ein Stab beider Nucleomiten, unter Ausbildung von Verbindungsfäden zwischen den ursprünglich zusammengehörigen Stäben; wahrscheinlich handelt es sich um Centralspindelfäden. Bei der Metakinese streckt sich die Zelle und schnürt sich zuletzt quer durch. Die jetzt vorliegenden Elemente stellen die jungen Spermien vor, deren weitere Entwicklung nur kurz besprochen wird.

Entwicklung der Spermien. Die jungen Spermien sitzen noch an den longitudinalen Strängen an, in welche die Rhachis sich bei Beginn der Wachstumszone aufgelöst hat. Man trifft immer vier Spermien, die aus einem Muttersamen hervorgegangen sind und noch unter einander zusammenhängen, gruppenweis beisammen. Der Zusammenhang wird noch verstärkt, indem von jedem Spermion an der Verbindungsstelle sich ein kegelförmiger Körper abschnürt, die insgesamt ein Kreuz bilden und deren Deutung unsicher ist. Später trennen sich die Spermien von den kegelförmigen Körpern, die, wie es scheint, allmählich zu Grunde gehen. Jedes Spermion stellt eine kuglige Zelle dar, in der noch, inmitten einer von Dotterkörnern freien centralen Zone, beide bei der letzten Reifeteilung übernommenen Miten als kurze plumpe Stäbe frei neben einander liegen. Es entwickelt sich kein Kern aus ihnen, vielmehr nehmen sie nach und nach halbkuglige Form an und legen sich dicht an einander. Die zuerst radial verteilten Dotterkörner verschmelzen nach und nach zu einer kegelförmigen glänzenden Masse (Glanzkörper), die am ausgebildeten Spermion einseitig dicht dem Nucleom anliegt und von einer dünnen Sarcschicht eingehüllt ist. Das reife Spermion erhält derart die Form eines Kegels, in dessen breiter Basis das Nucleom liegt (Fig. 342). Es ist umgeben von schwärzbaren Körnern (Spermochondren?).

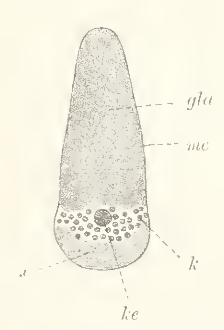


Fig. 342. *Ascaris megalocephala*, reifes Spermion. *gla* Glanzkörper, *me* Membran, *ke* Kern, *k* Körner fraglicher Bedeutung, *x* homogene Kappe.

Diese hier im Einzelnen nicht genauer zu schildernden Vorgänge spielen sich im Samenleiter, in der Samenblase und auch im Uterus des Weibchens, nach der Begattung ab. Die fertigen Spermien trifft man massenhaft im Eileiter, wo vor Beginn der Richtungszellbildung die Befruchtung erfolgt.

V. Scolecida. C. Nemertina.

Cerebratulus marginatus Ren.

Uebersicht.

Die Form des Querschnittes (Fig. 251) durch die mittlere Körperregion ist die einer flach liegenden Ellipse, deren schmale Seitenflächen sich in eine kurze Spitze ausziehen. Die Rückenfläche ist infolge der Einlagerung des Rüssels etwas stärker gewölbt als die ventrale; im übrigen sind beide nicht zu unterscheiden, wenn nicht Ausmündungen der Genitaltaschen vorliegen, welche der Rückenseite zukommen.

Zu äusserst findet sich ein hohes wimperndes Epiderm (Fig. 343), das sich unscharf vom unterliegenden Gewebe abgrenzt. Nicht allein,

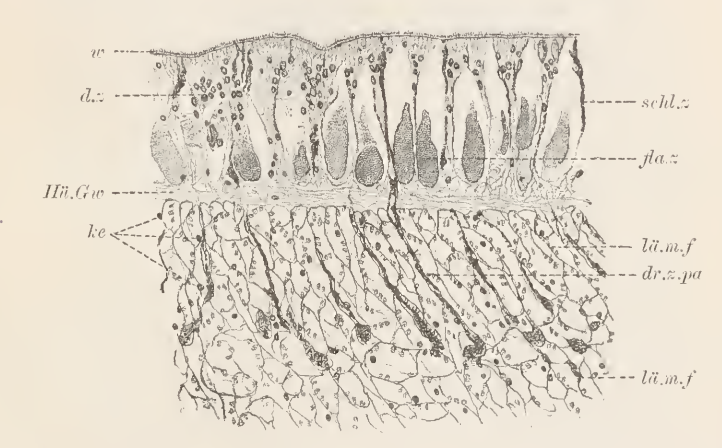


Fig. 343. *Cerebratulus marginatus*, Hautschnitt. *w* Wimpern mit Bulbus, *d.z* Deckzellen, *schl.z* Endabschnitt einer Schleimzelle, *fla.z* Flaschenzelle (Eiweisszelle), *dr.z.pa* Drüsenzellpacket, *lä.m.f* Längsmuskelfasern, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *ke* Kerne des Bindegewebes.

dass zwei Arten von Drüsenzellen, die sog. Packetzellen, bis in die Längsmuskulatur sich einsenken; es dringt auch das Bindegewebe zwischen die Deckzellen und epithelial gelegenen Flaschenzellen bis fast gegen die Peripherie vor, und umscheidet die feinen Enden der dorsoventralen Muskelfasern.

Vom Ektoderm leitet sich auch das Rüsselepithel (Rhynchoderm) ab. Es liegt medial über dem Darm, innerhalb des Rüssels, welcher eine röhrenförmige Einstülpung der vorderen Körperwand ins Plerom vorstellt und von einer gesonderten Höhle (Rhynchocöl) umgeben ist. Da sich der Rüssel in Windungen legt, trifft man nicht selten zwei oder auch drei Anschnitte desselben. Sein Innenepithel wird vollständig von Drüsenzellen gebildet und erfüllt das Rüssellumen bis auf einen engen Spaltraum. Das Nervensystem (Fig. 344) besteht in erster Linie aus zwei grossen Seitenstämmen, die auf dem Querschnitt Ellipsenform zeigen. Sie liegen in der Tiefe der Hautmuskulatur, mit breiter glatter Fläche seitlich der inneren Ringmuskellage angefügt und ein wenig schräg dorsalwärts gewendet. Man unterscheidet an ihnen den inneren Faserstrang, welcher durch

eine derbe Neurallamelle sich scharf vom äusseren Hüllgewebe, in dem die Nervenzellen eingebettet sind, absondert. Ein schwacher äusserer und noch schwächerer innerer Rückenstamm liegen

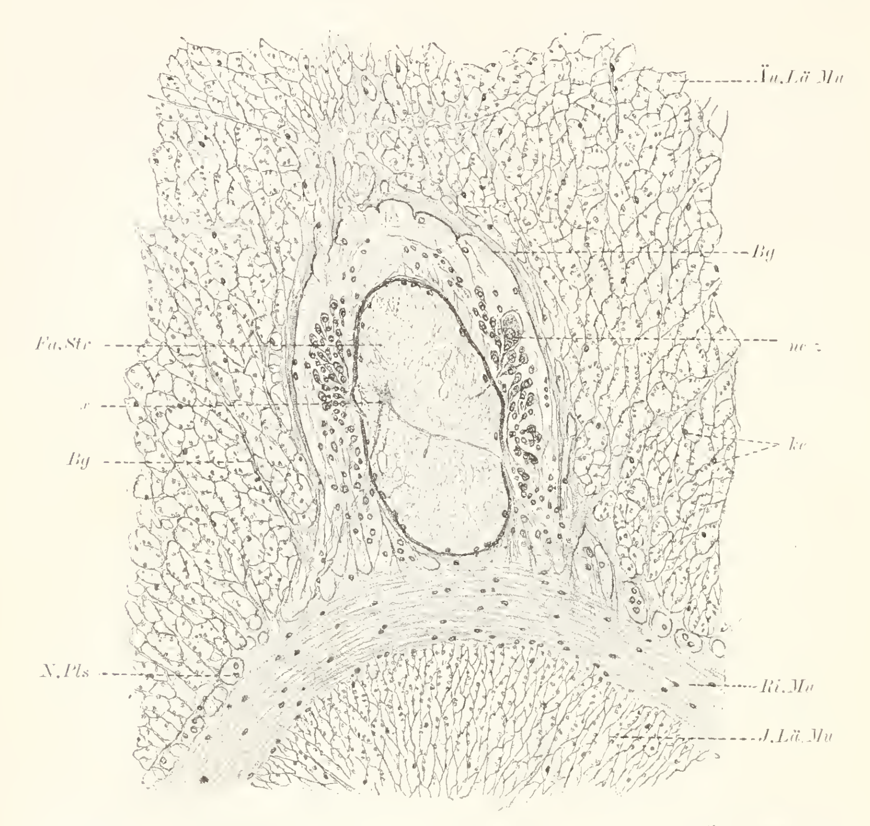


Fig. 344. *Cerebratulus marginatus*, Teil eines Querschnittes. *Äu.Lä.Mu* äussere Längsmuskulatur, *J.Lä.Mu* innere Längsmuskulatur, *Ri.Mu* Ringmuskulatur, *Bg* Bindegewebe. *Fa.Str* Faserstrang, *N.Pls* Nervenplexus, *ne.z* Nervenzellen (eine kolossale bezeichnet). *ke* Kerne der Muskulatur.

mediodorsal, der eine gleichfalls aussen dicht an der inneren Ringmuskulatur, der andere einwärts davon. Ersterer steht mit den Seitenstämmen durch eine aus zahlreichen anastomosierenden Kommissuren gebildete Ringnervenlage, die der Ringmuskulatur aussen anliegt, in Zusammenhang und verbindet sich auch mit dem inneren Rückenstamme. Im Rüssel liegen, einwärts von der Ringmuskellage, gleichfalls zwei Seitenstämme, die untereinander durch Kommissuren verbunden sind.

Das Enteron hat komplizierte Gestalt. Es besteht aus einem Mittelrohr (Fig. 345), das unter dem Rüssel liegt und durch diesen dorsal eingebuchtet wird, und aus seitlichen, segmental geordneten, paarigen Taschen von strukturell völlig gleicher Beschaffenheit, die mit den Genitaltaschen (siehe unten) alternieren.

Das Füllgewebe ist reich entwickelt. Zu unterscheiden ist die mächtige Ektopleura (Hautmuskelschlauch), eine sehr zarte Ento-

pleura, die kräftige Rhynchopleura des Rüssels, die dorsoventrale Muskulatur (Mesopleura) und ein im Umkreis des Darms entwickeltes sekundäres Plerom, in welchem die Genital-

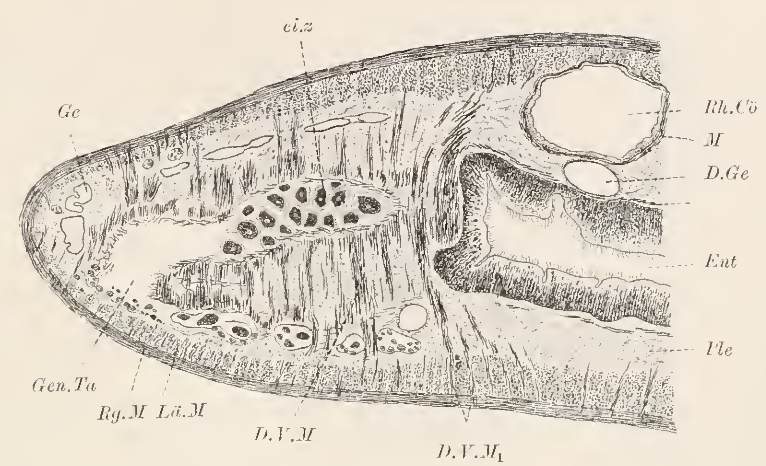


Fig. 345. *Cerebratulus marginatus*, Plerom (*Ple*). *Ent* Enteron (Mittelrohr), *Rg.*, *Lä.*, *D.V.M* Ring-, Längs-, Dorsoventralmuskulatur, $D.V.M_1$ dorsoventrale Fasern in die Ektopleura eintretend, *M* Muskulatur in Umgebung des Rhynchocöls (*Rh.Cö*), *Ge* Gefässschlinge, *D.Ge* Dorsalgefäss, *Gen.Ta* Genitaltasche, *ei.z* Eizellen.

taschen zur Entwicklung kommen. Die Ektopleura besteht aus einer schwachen äusseren Längs- und Ringmuskellage, die unscharf gegeneinander abgegrenzt sind, aus der dicken mittleren Längsmuskellage, die alle übrigen Schichten zusammen an Mächtigkeit übertrifft, aus der gleichfalls ziemlich starken inneren Ringmuskellage, die ein scharf abgesetztes breites Band auf dem Querschnitt des Tieres bildet, und aus der inneren Längsmuskellage, deren Mächtigkeit lokal schwankt, aber nirgends eine beträchtliche ist. Zwischen den bündelweis angeordneten Muskelfasern ist Bindegewebe entwickelt, das eine dichte, besonders peripher feste, Grundsubstanz liefert.

Die Entopleura besteht aus einer sehr dünnen Ring- und Längsmuskelschicht, deren Fasern fast diagonal gestellt erscheinen. An der Rhynchopleura sind im wesentlichen die gleichen Muskellagen, wie an der Ektopleura, vorhanden. Zu äusserst, unter der zarten peritonealen Ringmuskellage (siehe bei Plerom) liegt eine äussere Längsmuskellage; dann folgt eine Diagonalfaserlage, deren Fasern in der dorsalen und ventralen Mediallinie die Längsmuskellage durchsetzen und sich gegenseitig durchkreuzen (Muskelkreuz). Eine Ringmuskellage folgt einwärts und schliesslich noch eine ungleichmässig entwickelte innere Längsmuskellage im Umkreis des Rhynchoderms.

Die dorsoventralen Fasern der Mesopleura verteilen sich breit im Hautmuskelschlauch, sammeln sich aber im Plerom zu dichten Muskelplatten, die disseppimentartig zwischen den Genital- und Darmtaschen angeordnet sind (Fig. 345). Im seitlichen Bereich des Querschnitts erscheint ein Teil der Fasern, die hier durchwegs gesondert, nicht zu Platten vereinigt, verlaufen, abweichend angeordnet.

Sie strahlen von den Seitenteilen des Schnittes gegen das Plerom ein und biegen hier ziemlich scharf wieder nach auswärts um, dabei die seitlichen Nervenstämme umgehend und zum Teil das Hüllgewebe derselben, dicht an der Neurallamelle, durchbrechend.

Das Plerom besteht aus einem weichen Enchymgewebe, das an der Grenze der Organe in deren festere bindige Umhüllung direkt übergeht. Es umschliesst die Genitaltaschen, das Rhynchocöl und die Blutgefässe (über die Nieren siehe die spez. Besprechung). Die Genitaltaschen schieben sich jederseits vom Mittelrohr des Enterons zwischen die Darmtaschen ein. Ihr Lumen ist an unreifen Tieren so unansehnlich, dass sich Vorder- und Hinterwand fast berühren; durch das Auftreten der Genitalzellen wird es ausgeweitet. An geschlechtsreifen Tieren münden die Taschen je durch einen sonst nicht vorhandenen Gang, der dorsalwärts gerade emporsteigt, nach aussen (Genitalgänge). Die Genitalzellen treten in kryptenartigen Nischen im Umkreis der Taschen auf und gelangen bei der Reife ins Innere derselben, von wo aus sie durch die Gänge entleert werden.

Das in der Umgebung des Rüssels entwickelte Rhynchocöl besitzt dünne Wandungen, die in Begrenzung des Pleroms (äusseres Peritoneum) aus einem zarten Endothel und einer Bindegewebslage mit eingebetteter innerer Längs- und äusserer Ringmuskulatur, in Begrenzung der Rhynchopleura (inneres Peritoneum) aus Endothel, Grenzlamelle und einschichtiger Ringmuskulatur bestehen.

Von Blutgefässen sind zu unterscheiden: ein dorsales Längsgefäss zwischen Rhynchocöl und Darm und zwei ventrolaterale Längsgefässe unterhalb des Darmmittelrohres. Alle drei Gefässe stehen durch unregelmässig gewunden verlaufende Schlingen untereinander in Verbindung. Auch die Gefässe sind von Muskelfasern umgeben und zwar kommt allen Gefässen eine einschichtige dichte Lage von Ringfasern zu, der sich am Rückengefäss noch Bündel von Längsfasern in regelmässiger Verteilung aussen anlagern.

Epiderm.

Das Epiderm ist an allen Stellen des Querschnitts gleichartig entwickelt. Es besteht aus schlanken wimpernden Deckzellen und aus drei Arten von Drüsenzellen, die in grosser Menge entwickelt sind. Die Abgrenzung des Epiderms gegen die unterliegende Ektopleura ist eine völlig unscharfe, indem einerseits das Bindegewebe, sowie die Enden der dorsoventralen Muskelfasern, ins Epithel eindringen, andererseits zwei Arten von Drüsenzellen, die Packetdrüsenzellen, welche von schlanker, basal kolbig geschwellter Form sind, in die Ektopleura einsinken und hier, zu Packeten vereinigt, zwischen den Längsmuskelfasern liegen. Die dritte Art von Drüsenzellen, die plumpen Flaschenzellen, liegen im Epithel zwischen den Deckzellen.

Deckzellen. Die Deckzellen (Fig. 346) sind schlanke Gebilde, mit fadenartigem basalem und konischem distalem Abschnitt, der einen Busch Wimpern trägt und proximal den Kern enthält. Die Länge des distalen Abschnittes variiert und demgemäss liegt der Kern bald höher, bald tiefer im Epithel. Der basale Abschnitt ist schwer zu verfolgen; er inseriert an der Bindesubstanz. Im distalen Abschnitt

sind Längsfäden zu erkennen, die sich direkt in die Wimpern fortsetzen. Kräftig hebt sich eine Reihe von Basalkörnern an der Oberfläche des Sarcs ab. An den Wimpern selbst finden sich leichte Anschwellungen in einiger Entfernung von der Körnchenreihe, welche als Wimperbulben zu bezeichnen sind und vielleicht untereinander zusammenhängen (Cuticularschicht). Der Kern ist klein, von länglicher Form und reich an Nucleom, das manchmal zu einem dunklen Klumpen zusammengeballt erscheint. Schlussleisten sind vorhanden, aber nicht leicht nachweisbar.

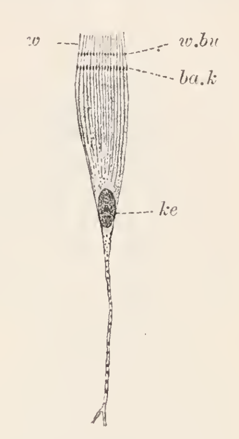


Fig. 346. *Cerebratulus marginatus*, Deckzelle, nach O. BÜRGER. *w* Wimpern, *w.bu* Wimperbulbus, *ba.k* Basalkörner, *ke* Kern.

Die Deckzellen sind in Gruppen zwischen den mächtig entwickelten Drüsenzellen, vor allem den Flaschenzellen, zusammengedrängt und bilden nur oberflächlich eine einheitliche Schicht, die von den schmalen Ausmündungen der Drüsenzellen durchbrochen wird. Zwischen die Deckzellen dringen, bis fast zur Peripherie empor, Fortsetzungen des Bindegewebes ein, welche die Enden der dorsoventralen Muskelfasern umscheiden.

Packetdrüsenzellen. Die mit ihren schmalen kolbenförmigen Zellkörpern in den Muskelschlauch eingebetteten und zu lockeren Packeten vereinigten Drüsenzellen sind von zweierlei Art: Schleimzellen und Eiweisszellen, die mit den Hautdrüsenzellen der Turbellarien grosse Uebereinstimmung zeigen. Sie sind lang, mit dünnem, ausführendem Abschnitt, der gewunden durch die äusseren Muskellagen zum Epithel und in diesem zwischen den Flaschenzellen zur Peripherie emporsteigt, wo er zwischen den Deckzellen ausmündet. Die Schleimzellen sind meist schlanker, als die Eiweisszellen, auch oft von wenig regelmässiger Form, in feine Stränge aufgelöst, die sich wieder vereinen oder mit anderen Zellen zu anastomosieren scheinen oder auch Unterbrechungen aufweisen, die sich aus Mangel an Sekret an den betreffenden Stellen ergeben. Vom Zellgerüst ist in den reifen Zellen weder in den basalen kolbenförmigen Anschwellungen, die den rundlichen oder flachen dunklen Kern enthalten, noch in den ausführenden Strängen mit Sicherheit etwas zu erkennen. Man unterscheidet nur die blauen oder roten Körner, die von runder Form und grösser als die zarten Granulationen der Flaschenzellen sind. Bei Beginn der Sekretion ist die Affinität zu den Farbstoffen eine geringe. Oft macht sich, unabhängig von der Wahl der Reagentien, eine Verquellung bemerkbar. Bei den Schleimzellen, wo sie am häufigsten beobachtet wird, verkleben dann die Körner zu blauen Strängen, oder die Verquellung ist vollständiger und es ergiebt sich dann eine schaumige Struktur; helle Räume sind eingesäumt von dunkelblauen Rändern; das Sekret dringt in das benachbarte Bindegewebe in Zacken vor, die Kontinuität der Zelle ist verwischt, dicke Sekretfladen liegen scheinbar isoliert. In den Eiweisszellen, die im allgemeinen kräftiger, plumper geformt sind, wird die Form bei der Verquellung besser gewahrt; die Körner nehmen nur die Form kurzer, gelegentlich allerdings auch langer, beiderseits spitz endender Stäbe an. Im

letzteren Falle kann dann auch ein rotes Maschenwerk im ganz hellen, völlig verquollenen, Sekrete zustande kommen.

Flaschenzellen. Die Flaschenzellen liegen im Epiderm, sind demnach viel kürzer als die Packetdrüsenzellen und zugleich auch viel plumper. Sie kommen in sehr grosser Zahl vor. Der basale geschwellte Zellteil enthält den Kern, der meist stark abgeplattet einer dünnen Theka am Grund der Zelle anliegt. Die Theka umhüllt das im Innern gelegene Sekret, das entweder feinkörnig oder homogen, oft stark geschrumpft als glänzender Körper von mannigfaltigen Umrissen, erscheint. Färberisch erweisen sich die Flaschenzellen als Eiweisszellen; sie nehmen Eosin begierig an. Der basale Teil des Sekretes färbt sich manchmal minder intensiv und erscheint dann dichter als das übrige Sekret; vermutlich ist hier das Sekret noch nicht ausgereift. Gerüst ist in der Sekretmasse nirgends zu unterscheiden.

Sinneszellen. Bei manchen Nemertinen finden sich Sinneszellen im Epiderm, die zwischen den Deckzellen verstreut liegen, Fadenform besitzen und distal eine Borste tragen, die über die Wimpern hervorragt und sich unregelmässig bewegt (Bürger). Der schmale Kern bewirkt eine leichte spindelige Anschwellung der Zelle. Bei *Cerebratulus* sind die Sinneszellen noch nicht festgestellt, vermutlich aber auch vorhanden.

Rhynchoderm (hintere Rüsselhälfte).

Das hintere Rüsselepithel besteht, wie es scheint (Bürger), allein aus zwei Arten von Drüsenzellen, aus Schleim- und Eiweisszellen, von langcylindrischer Gestalt, zwischen denen Deckzellen nicht zu unterscheiden sind. Durch starke Verquellung der Schleimzellen wird die genauere Untersuchung sehr erschwert. Das Sekret der Eiweisszellen bildet im reifen Zustande grosse, lebhaft rot mit Eosin sich färbende, Körner, die bei der Entleerung die Form kurzer Stäbchen annehmen.

Nervensystem.

1. Seitenstämme. Zunächst seien die longitudinalen Haupt- oder Seitenstämme betrachtet, deren Lage in der Uebersicht angegeben wurde. An ihnen ist zu unterscheiden ein innerer Faserstrang, der auf dem Querschnitt die Form einer Ellipse mit liegendem Hauptdurchmesser hat, eine Neurallamelle (sog. Neurilemm), welche zum Bindegewebe gehört (siehe dort) und den Faserstrang einscheidet, und ein äusserer Nervenzellbelag, der dorsal und ventral von der Lamelle entwickelt ist und innerhalb eines lockeren Hüllgewebes liegt, das den Faserstrang dorsal, ventral und lateral gleichmässig umgiebt, dagegen medial, an der Ringmuskulatur, kaum entwickelt ist, so dass der Seitenstamm mit breiter Fläche der Ringmuskulatur ansitzt. Die Nervenzellen sind nach Art eines Fächers angeordnet, indem ihre kolbigen Zellkörper sich dorsal und ventral im Hüllgewebe breit verteilen, während die Hauptfortsätze sich bündelweis sammeln und durch die Lamelle in den Faserstrang einstrahlen. Ventral finden sich mehr Zellen als dorsal. Im Faserstrange fehlen Nervenzellen vollständig; dafür kommen hier Gliazellen in randständiger Lage vor.

Nervenzellen und Nervenfasern. Die Zellen (Fig. 347) sind von verschiedener Grösse, aber, wie es scheint, sämtlich unipolar (Bürger). Neben kleinen und mittleren Elementen finden sich in

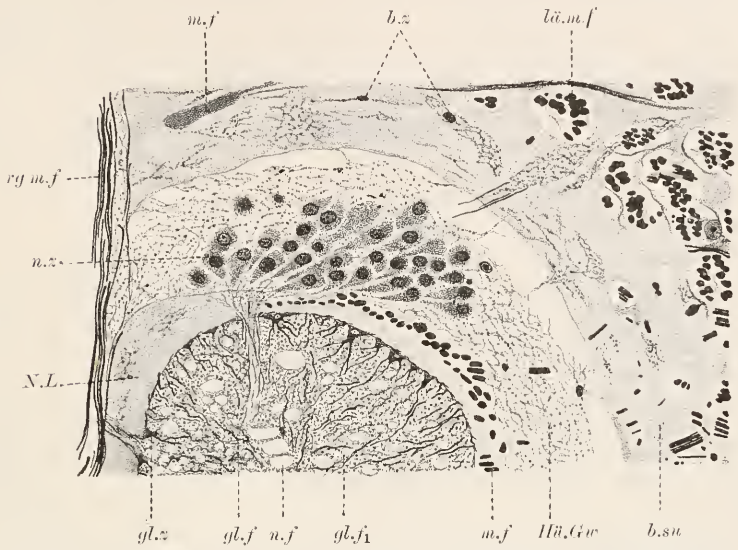


Fig. 347. *Cerebratulus marginatus*, Anschnitt eines Hauptstammes. *n.z* Nervenzellen, *n.f* Nervenfasern (grosser Axon), *gl.z* Gliazelle, *gl.f* Gliafaser, *$gl.f_1$* desgl. quer getroffen, *N.L* Neurallamelle, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *b.z* Bindezellen, *b.su* Bindesubstanz, *m.f* Muskelfasern, *lä.m.f* Längsmuskelfasern, *rg m.f* Ringmuskelfasern.

gewissen Abständen, im Schwanz reichlicher als weiter vorn, kolossale Zellen, die einzeln vorkommen und entweder ventral oder dorsal dicht an der Ringmuskulatur liegen. Die Form des Zellkörpers ist eine kolbige, indem er sich gegen den Fortsatz hin allmählich verdünnt. Der Kern ist kuglig oder kurz ellipsoid, mit grossem Nucleolus ausgestattet. Das Sarc erscheint hell bei den kleineren Elementen, gekörnt bei den Kolossalzellen; Neurofibrillen wurden bis jetzt nicht genauer dargestellt.

Der Fortsatz bleibt vor dem Eintritt in den Faserstrang einfach oder teilt sich mehrfach; alle Aeste dringen in den inneren Faserstrang ein, wo sie in longitudinalen Verlauf, oft unter schroffer Winkelbildung und auffallender Dickenzunahme, umbiegen und nun als Nervenfasern entweder auf lange Strecken oder dauernd (Kolossalfasern) im Strang verlaufen oder ihn bald verlassen, um durch abzweigende Nerven zur Muskulatur oder zur Peripherie zu gelangen (siehe unten). Von den Fasern gehen feine Zweige ab, deren Bedeutung unbekannt ist. Sie stellen jedenfalls zum Teil centripetale, zuführende Nebenfortsätze vor, die statt an den Zellkörper, an den Hauptfortsatz (gemischter Fortsatz) herantreten; zum Teil sind es zweifellos aber Lateralen des Axons. Ihre Endigung ist unbekannt. Sie bilden einen nervösen Filz (Neuropil) innerhalb der Faserstränge. — Untersucht werden die Faserverläufe und Beziehungen der Fasern zu den Nervenzellen am besten bei vitaler Methylenblaufärbung (Bürger). Manche Fasern verlaufen so dicht aneinander gefügt, dass scheinbar eine Faser mit mehreren Zellen in Verbindung stehen kann.

G l i a. Die Glia ist in den Seitenstämmen und zwar innerhalb der Faserstränge, leicht nachweisbar. An der Innenseite der Lamelle liegen kleine, in der Längsrichtung des Stammes länglich ausgezogene, dunkel färbbare Kerne, in deren Umgebung nur Spuren undifferenzierten Sarcs erhalten, die dagegen von einer dichten Gliahülle umgeben, sind, welche Fortsätze (G l i a f a s e r n) peripher, vornehmlich in longitudinaler Richtung, und radial in den Faserstrang, entsendet. Betreffs eingehender Schilderung der Zellen und Fasern sei auf die Oligochäten verwiesen, mit deren Gliaelementen die der Nemertinen durchaus übereinstimmen; bei letzteren fällt die genauere Untersuchung schwieriger. Die nicht oder nur wenig sich verästelnden, wellig verlaufenden, Gliafasern durchflechten den Faserstrang in bei Eisenhämatoxylinfärbung sehr auffälliger Weise. Einwärts scheinen keine Zellen, oder nur ganz vereinzelt, vorzukommen. Erwähnt sei hier gleich vorgreifend, dass Gliafasern auch im dorsalen Längsstamm festzustellen sind. Sie folgen ferner den dünnen Kommissuren, welche den dorsalen Stamm mit den seitlichen verbinden. Ob hier auch Gliazellen vorkommen, bleibt offene Frage.

2. R ü c k e n s t ä m m e u n d R i n g n e r v e n l a g e n. Von Längsstämmen findet sich noch der doppelt ausgebildete mediale Rückenstamm, dessen oberer stärkerer Teil (ä u s s e r e r R ü c k e n s t a m m) ausserhalb der inneren Ringmuskulatur liegt, während der untere schwächere Teil (i n n e r e r R ü c k e n s t a m m) einwärts von derselben sich vorfindet. In Umgebung des ersteren, der eine direkte Fortsetzung des Gehirns vorstellt, liegen einzelne Nervenzellen (Bürger); der untere, welcher sich vom oberen abzweigt, entbehrt derselben. Der histologische Bau zeigt nichts bemerkenswertes.

An der äusseren Fläche der inneren Ringmuskulatur verlaufen in dichter Anordnung Kommissuren zwischen den beiden Seitenstämmen, die untereinander anastomosieren und mit dem äusseren Rückenstamm in Verbindung stehen. Die Nervenfasern der Kommissuren treten nicht sämtlich zu den Fasern des Rückenstammes in Beziehung, sondern verlaufen zum Teil auch ununterbrochen durch diesen hindurch. Die Kommissuren sind reichlich von Hüllgewebe umsponnen, das auch vereinzelte Nervenzellen enthält. Wegen der dichten Anordnung der Kommissuren und der reichen Entwicklung des Hüllgewebes erscheinen die Nervenelemente zu einer durchbrochenen ä u s s e r e n R i n g n e r v e n l a g e in Umgebung der inneren Ringmuskellage angeordnet. An der Innenseite der letzteren findet sich in weit schwächerer Entwicklung eine i n n e r e R i n g n e r v e n l a g e, die mit dem inneren Rückennerven zusammenhängt und durch radiale Nerven mit der äusseren Lage verbunden ist.

Von den Seitenstämmen vorwiegend, doch auch von den Rückenstämmen und den Ringnervenlagen, gehen feine Nerven zur Muskulatur und zum Epiderm, über deren Endigung Genaueres nicht bekannt ist. Die in ihnen verlaufenden Nervenfasern sind von Hüllgewebe umgeben. Bürger giebt eine metamere Anordnung der von den Seitenstämmen abgehenden Nerven, alternierend mit den Darmtaschenpaaren, an. Dicht unter dem Epiderm trifft man eine dünne lockere Schicht von Hüllgewebe, in der jedenfalls periphere feine Nervenbahnen (p e r i p h e r e r N e r v e n p l e x u s) sich ausbreiten und die Beziehungen der radialen Nerven zum Epiderm vermitteln. Ausser den Fasern, die zu den erwähnten Sinneszellen hinlaufen, dürften freie Nervenendi-

gungen vorkommen; vielleicht sind im Plexus auch Nervenzellen eingelagert.

3. Rüsselnerven. Im Rüssel finden sich an der Innenseite der Ringmuskellage zwei Seitenstämme (Bürger), die untereinander durch schräg verlaufende Kommissuren verbunden sind. Sie stehen mit dem Gehirn in Zusammenhang. Die Nervenfasern sind in ein reich entwickeltes Hüllgewebe eingebettet, das auch Nervenzellen, zum grossen Teil von beträchtlicher Grösse, enthält. Gliazellen dürften auch vorkommen.

Enteroderm.

Das Enteroderm bildet ein hohes Epithel, das leichte Einkerbungen, entsprechend schmalen Streifen minder hoher Zellen, aufweist. Gegen diese Furchen hin biegt sich das angrenzende höhere Epithel seitlich über, so dass sie leicht übersehen werden können. Die Beschaffenheit des Enteroderms ist im Mittelrohre dieselbe wie in den seitlichen Taschen. Wir finden schlanke, oft fast fadenartige, Nährzellen, die einen Busch langer Wimpern tragen, und gleichfalls schlanke, aber immerhin voluminösere, Eiweisszellen, deren körniger Inhalt sich mit Eosin lebhaft rot färbt, mit Eisenhämatoxylin schwärzt. Beide Zellarten sind etwa in gleicher Menge vorhanden.

Nährzellen. Die Nährzellen zeigen sehr deutlich längs durch die ganze Zelle verlaufende Fäden, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen und oft zu Fibrillen verklebt erscheinen. Im übrigen ist das Sarc hell, körnchenarm; feine Körnchen sind gelegentlich distal eingelagert, doch dürften auch gröbere körnige Einlagerungen vorkommen; sie färben sich aber nur wenig. Die Fäden gehen in die Wimpern über, an deren Basis ein Basalkorn nachweisbar ist. Auch die Wimpern schwärzen sich leicht mit Eisenhämatoxylin. Der Kern liegt im basalen Drittel, ist länglich, oft sogar sehr schmal. — Zwischen den Zellen finden sich distal Schlussleisten.

Eiweisszellen. Das Volumen dieser Zellen richtet sich nach dem Sekretionszustande. Wenn das Sekret entleert ist, sind sie vor allem distal schwer oder nicht sicher nachweisbar. In anderen Fällen erscheinen die Sekretkörner in einer einzigen Reihe angeordnet; wieder in anderen ist die Zelle relativ stark geschwellt und vollgepfropft von Körnern. Gerüstfäden scheinen in spärlicher Zahl vorhanden zu sein, sind aber nur selten mit einiger Sicherheit zu erkennen. Der Kern liegt ganz basal, ist umfangreicher und heller als der der Deckzellen und zeigt einen deutlichen Nucleolus. Die Grösse der Sekretkörner schwankt ziemlich beträchtlich, auch in ein und derselben Zelle.

Muskulatur.

Ueber die morphologische Ausbildung der Muskulatur wurde in der Uebersicht ausgesagt. Dem feineren Bau nach besteht sie aus glattfaserigen Elementen, die, soweit sie zum Hautmuskelschlauch gehören, einfach spitz auslaufen, während die dorsoventralen Fasern sich gegen das Ende hin pinselartig in feine Aeste auflösen, die in das Epiderm vordringen und manchmal bis fast an die Peripherie zu verfolgen sind. Ein deutlicher Zellkörper scheint bei den genannten Formen nicht vorhanden zu sein; der längliche Kern liegt dicht der

Faser an, ein wenig in sie eingesenkt (BÜRGER). An der Faser ist fibrilläre Struktur nachweisbar; eine kontraktile Rinde, im Gegensatz zu einer hellen Sarcachse, wurde bis jetzt nicht unterschieden. An den Muskeln der Gefässe (Fig. 348) ist ein Zellkörper immer leicht nachweisbar. Er liegt bei den Ringfasern der Gefässe auswärts von diesen in Gestalt flacher oder cylindrischer Zellkörper, denen wohl in den meisten Fällen, vor allem an den Hauptgefässen, noch indifferenzierte Bindezellen untermischt sind. Die Längsfasern des Dorsalgefässes liegen bündelweis, von längsfädig struierten Sarcmassen umsponnen und begleitet, welch letztere Kerne enthalten. Eigene Kerne an den Fasern waren nicht sicher festzustellen; immerhin bedürfen diese Verhältnisse erneuter Untersuchung.

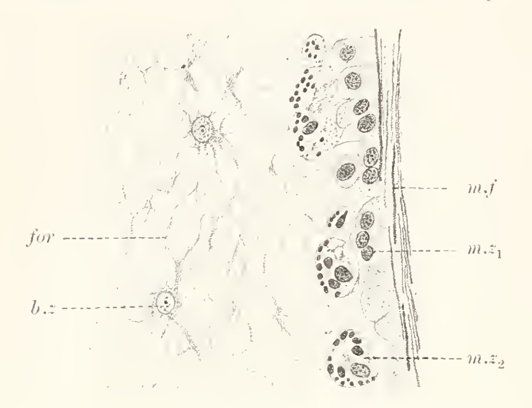


Fig. 348. *Cerebratulus marginatus*, Stück vom Plerom und seitlicher Gefässanschnitt. *b.z* Bindezelle, *for* Fortsätze der Bindezellen, *m.f* Ringmuskelfasern des Gefässes, $m.z_1$ zugehörige Muskelzellen, mit indifferenzierten Bindezellen untermischt, $m.z_2$ Bündel von Längsmuskelfasern des Gefässes mit einem zugehörigen Kerne.

Bindegewebe.

Das Bindegewebe zeigt dreierlei Ausbildungsweisen. Zu unterscheiden ist das Grundgewebe der Muskellagen in der Ektopleura (Perimysium) und der Grenzlamellen; ferner das Enchymgewebe des Pleroms und das Hüllgewebe, welches mit den Nervenstämmen und feineren Ausbreitungen des Nervensystems vergesellschaftet ist. Betrachten wir zuerst das letztere.

Hüllgewebe. Das Hüllgewebe findet sich in Umgebung der Nervenfasern und Nervenzellen überall reich entwickelt und zeigt überall gleichartigen Charakter. Es stellt ein Bindegewebe ohne Bindesubstanz (Zellgewebe) dar. Am besten zu untersuchen ist es an den Seitenstämmen. Es bildet ein plasmatisches Netz mit eingelagerten Kernen, Körnern und Lymphspalten und geht ohne Grenze über in die lockeren Stränge, welche die Bindezellen in der Bindesubstanz bilden. Zellgrenzen, oder selbst die Formen der einzelnen Hüllzellen, sind nicht genauer festzustellen; doch dürften es reich verästelte Zellen mit spärlich entwickeltem Zellkörper sein, deren Fortsätze, wenn sie auch vielleicht nicht direkt zusammenhängen, so sich doch eng aneinanderlegen. Die Zellen liegen in einer hellen Lymphe, in der sie bei der Konservierung leicht schrumpfen. Der Kern ist klein und färbt sich dunkel. Die Fortsätze zeigen deutlich fädige Struktur; ausserdem sind immer Körner fraglicher Bedeutung vorhanden. Das Hüllgewebe dringt auch durch die Neurallamelle in Begleitung der Axone,

in die Nervenstränge ein und bildet ein feines Gerüst, in dem die Nerven- und Gliafasern verlaufen.

Enchymgewebe. Dieses ist durch hyaline Bindesubstanz ausgezeichnet und findet sich in den umfangreichen Räumen zwischen der inneren Längsmuskellage der Ektopleura und Entopleura. Stellenweis sieht man auch lokal feingranuläre Einlagerungen, die sich mit Eosin zart rot färben und undeutliche Züge bilden, die von den Fortsätzen der Zellen wenig scharf gesondert sind. Sie stellen vielleicht Abscheidungen des Sarcs vor, die sich in Enchym umbilden; würden also eine Vorstufe des letzteren, die so selten nachweisbar ist, repräsentieren. Gegen die Muskellagen hin nimmt das Enchym den Charakter einer Grundsubstanz an und zeigt ein undeutlich fein faserigfilziges Gefüge.

Die Zellen sind im Enchym nicht sonderlich reich verteilt und bestehen aus einem gering entwickelten Zellkörper in Umgebung des hellen, mit einem Nucleolus ausgestatteten, Kernes, von dem reichlich feine fädig struierte Fortsätze nach allen Richtungen ausstrahlen, die ein zartes plasmatisches Netz im Enchym bilden. Dieses Netz ist lokal dichter, lokal lockerer, ausgebildet. Es fällt oft schwer, dasselbe von dem feinen Faserfilz der benachbarten dichter struierten Grundsubstanz zu unterscheiden und es bedarf dazu scharf differenzierter Färbung, vor allem Kombination der Eisenhämatoxylin- mit der van Gieson-Färbung. Ferner ist auch die Unterscheidung der lose verteilten Bindezellen von den muskelfaserbildenden in Umgebung der Gefässe oft schwierig. Im Enchym kommen lokal auch Muskelzellen in zarten verschieden orientierten Zügen vor.

Grundgewebe. Das Perimysium zeigt eine dichte, fein filzigfaserige Grundsubstanz, die sich mit der van Gieson-Färbung leicht rötet. Sie breitet sich zwischen den Muskelfaserbündeln aus, dringt auch in diese in zarten Septen vor, wodurch eine Auflösung des Bündels angebahnt wird. Das Grundgewebe ist besonders peripher im Hautmuskelschlauch reichlich entwickelt und bildet hier bei manchen Nemertinen eine selbständige Cutis; es liefert ferner unscharf begrenzte Grenzlamellen am Enteroderm und unter den Endothelien, bildet die Neurallamelle in Umgebung der Faserstränge an den Seitenstämmen und bildet auch einen breiten Streifen in Umgebung des ganzen Seitenstamms, soweit er nicht an die Ringmuskulatur stösst oder mit der Ringnervenlage zusammenhängt, der an Längsmuskelfasern arm ist, aber sich nicht vom Perimysium in irgend welcher Weise sondert. Innerhalb der Bindesubstanz liegen einzelne verästelte Bindezellen mit locker-fädigem Sarc und ovalem Kern, in dem nicht immer ein Nucleolus zu unterscheiden ist. Innerhalb der Muskelfaserbündel sind die Zellen reichlicher entwickelt und umspinnen lose die Fasern. An Schnitten fällt es schwierig, die Muskelkerne von den Kernen dieser lockeren Zellstränge zu unterscheiden. Es ist sehr wohl möglich, dass diese begleitenden Zellen zum Teil embryonale Mesodermzellen vorstellen, die zur Neubildung von Muskelfasern Verwendung finden. — Ueber das Vordringen der Bindesubstanz ins Epiderm in Begleitung der dorsoventralen Fasern wurde schon mehrfach ausgesagt; auch der Zusammenhang der Bindezellen mit dem Hüllgewebe wurde betont.

Blutgefässe.

Ueber die Muskulatur der Gefässe siehe bei Muskulatur. Ein Gefässendothel ist, wie es scheint, an gut konserviertem Material immer und überall vorhanden. Es liegt der zarten Grenzlamelle des Gefässes auf, welcher aussen die Ringmuskulatur, und bei dem Rückengefäss auch die Längsmuskelbündel, anliegen. Die cylindrischen Zellen, welche der Ringmuskulatur aussen aufsitzen, sind zum Teil als zu den Muskelfasern gehörige Zellkörper, als Myoblasten, aufzufassen.

Nephridien.

Die Nephridien liegen in der Region des stomodaealen Schlundes, entsprechend dessen mittlerer Länge, als zwei reich verzweigte paarige Kanäle von kaum einem Millimeter Länge. Sie schmiegen sich dicht an die Gefässlacunen an, welche auf der ventralen Seite den Schlund begleiten, und münden jederseits durch einen Ausführungsgang dorsolateral, in der Nähe der Seitenstämme, nach aussen. Zweierlei histologisch verschieden gebaute Abschnitte sind an ihnen zu unterscheiden: die Terminalzellen und das Kanalsystem, das aus Endverzweigungen, aus dem Haupt- und Ausführkanal besteht.

Der Hauptkanal jedes Nephridiums verläuft längs. Er giebt eine Menge Aeste ab, die sich wieder verzweigen; alle diese Kanäle verteilen sich in dem engen Raum (Plerom) zwischen Darm und innerer Längsmuskulatur der Ektopleura, in unmittelbarer Nähe der Gefässe einen dichten Knäuel bildend, welcher schwer in seine einzelnen Komponenten aufzulösen ist. Das Lumen der Kanäle wird in den Verzweigungen immer enger; in den Kanalenden erscheint es durch die hier schwingenden Wimperflammen ausgefüllt (Fig. 349).

Die Terminalzellen (Fig. 350) liegen unmittelbar den erwähnten Gefässlacunen an, zum Teil sogar in diese eingesenkt (Bürger). Jede

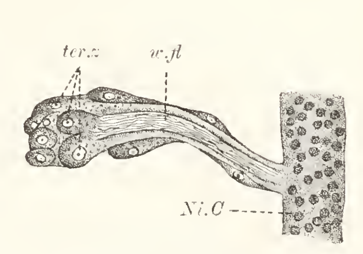


Fig. 349. *Cerebratulus marginatus*, Endkölbchen und Nierenkanal (*Ni.C*). *ter.z* terminale Nierenzelle, *w.fl* Wimperflamme. Nach Bürger.

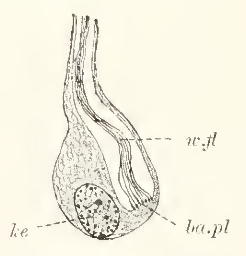


Fig. 350. *Cerebratulus marginatus*, terminale Nierenzelle, *w.fl* Wimperflamme, *ba.pl* Basalplatte, *ke* Kern.

Terminalzelle bildet die kolbenförmige Erweiterung einer kurzen Kapillare, die mit anderen gemeinschaftlich, zu Bündeln vereinigt, in die Zweigkanäle einmündet. Ob die Kölbchen frei in das Lumen der Gefässlakunen vorragen oder vom Endothel überzogen sind, bleibt fraglich; doch ist letzteres wahrscheinlicher. Jedes Kölbchen enthält seitenständig den Kern und neben diesem das blinde Ende der Kapillare, das sich durch eine dünne leicht schwärzbare Platte markiert. Von

der Platte erhebt sich ein ungemein langer schmaler Wimperschopf (Wimperflamme), der in der Kapillare schwingt und auch weit in das Lumen der Kanalverzweigung hineinhängt. Er tritt bei Eisenhämatoxylinfärbung als dicke, von einer geringen Zahl von Wimpern gebildete, dunkle Linie von welligem Verlaufe scharf hervor. Im Kanal finden sich eine Anzahl solcher schwarzer Linien, die von den verschiedenen einmündenden Kapillaren herrühren.

Von den Terminalzellen der Taenien unterscheiden sich die der Nermertinen durch die auffallende Kürze der Kapillare und umgekehrt beträchtliche Länge der Wimperflamme; ferner durch die seitliche Lage des Kernes, was auf eine Sarcverschiebung von der Zellbasis neben die, das distale Zellende bezeichnende, Kapillare hinweist. — Eine genaue Untersuchung dieser Verhältnisse ist wegen der minimalen Grösse der Zellen mit grossen Schwierigkeiten verknüpft.

In den Kanälen ist überall das Lumen ein intercelluläres, die Kanäle sind also von einem Epithel ausgekleidet. Wir haben die Terminalzellen als spezifische Epithelzellen aufzufassen, die in die Tiefe gesunken sind und das Lumen nur mit der, einem Kragen vergleichbaren, Kapillare erreichen. Die eigentlichen Kanalepithelzellen sind cylindrisch und tragen einen hohen Stäbchenbesatz. Das Sarc ist längsfädig struiert und enthält zugleich körnige Einlagerungen, die in das Kanallumen entleert werden. Der Kern liegt basal. Zwischen den Zellen sind Schlussleisten leicht nachweisbar.

Gonade.

Wir betrachten nur die weibliche Gonade (Fig. 351). Die Genitalzellen treten im Endothel der Genitalhöhlen auf, die an den

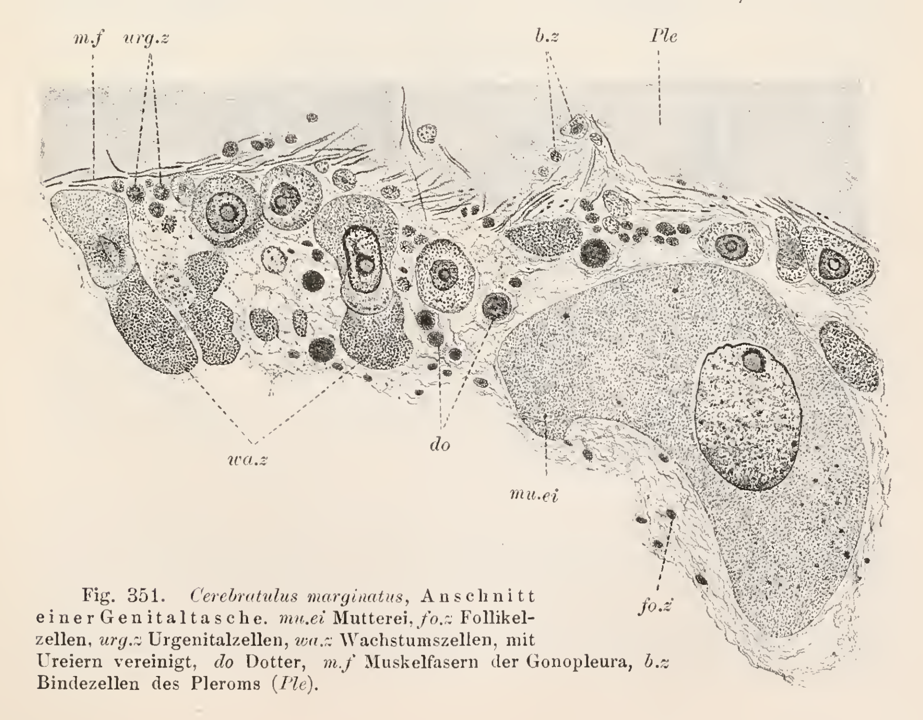


Fig. 351. *Cerebratulus marginatus*, Anschnitt einer Genitaltasche. *mu.ei* Mutterei, *fo.z* Follikelzellen, *urg.z* Urgenitalzellen, *wa.z* Wachstumszellen, mit Ureiern vereinigt, *do* Dotter, *m.f* Muskelfasern der Gonopleura, *b.z* Bindezellen des Pleroms (*Ple*).

betreffenden Tieren eine unregelmässige Begrenzung zeigten. Der eigentliche Hohlraum buchtet sich in nischenförmige Genitalkrypten aus, in denen die Eizellen ihre erste Entwicklung durchmachen. Später verstreichen die Krypten allmählich und die grossen Muttereier kommen direkt in die Genitalhöhle zu liegen. Das Endothel der Höhle ist ein niedriges; dasselbe gilt auch für die Stellen der Krypten, wo keine Genitalzellen auftreten. Wo jedoch letztere zur Entwicklung kommen, erscheinen die Endothelzellen lang und überaus schlank. Der kleine Kern liegt in verschiedener Zellhöhe; die Beschaffenheit des distalen Zellendes war nicht genauer zu studieren. Immer legen sich die Endothelzellen über die Genitalzellen hinweg, so dass diese sich in subepithelialer Lage befinden. Ferner zeigen die Endothelzellen deutlich eine lockerfädige Struktur und enthalten Dotterkörnchen, die wohl zur Ernährung der Eizellen Verwendung finden.

Die Genitalzellen unterscheiden sich von den Endothelzellen durch gedrungene Form, grösseren Kern und färbbares Sarc, das reich an schwärzbaren Körnern ist. Als Urgenitalzellen sind verhältnismässig kleine Zellen zu deuten, die vielleicht aus dem Plerom stammen. Darauf weisen verschiedene Bilder hin, während eine Umbildung von Endothelzellen in Genitalzellen nirgends angedeutet schien. Die Urgenitalzellen werden nicht alle zu Eizellen. Neben den Ureiern, die sich durch besonders grossen Kern mit grossem Nucleolus auszeichnen, bleiben sehr viele andere Zellen an Grösse zurück und gliedern sich an die Ureier an. Diese Elemente sind daher als Auxocyten oder Wachstumszellen zu bezeichnen. Die Grössenunterschiede zwischen Auxocyten und Ureiern sind übrigens zunächst nicht auffallend, wie aus der Figur hervorgeht. Das Sarc der Ersteren erscheint noch körnchenreicher als das der Letzteren; auch ist es zuerst von ihm deutlich abgesetzt, doch verwischen sich die Konturen allmählich; auch die Färbung des Sarcs ist etwas abweichend. Das Schicksal der Auxocytenkerne wurde nicht verfolgt. Wenn die Eizelle durch vielfache Angliederung bereits beträchtliche Grösse erworben hat, tritt als Umhüllung eine deutliche Membran auf, deren Entstehung fraglich bleibt. Nun erfolgt das Wachstum nur noch durch Aufnahme von flüssigen Nährstoffen; die Eizelle ist jetzt als Mutterei zu bezeichnen. Während sie erst an der Bindesubstanz festhaftete, ist sie jetzt von dieser abgelöst; sie wird umschlossen von einer ziemlich breiten fädigen Zone, die auch feine helle Granulationen (Dotter) enthält und einseitig an der Bindesubstanz festhaftet, hier auch kleine Kerne enthält. Es handelt sich um eine Art Follikel, der von den wahrscheinlich zu einem Syncytium verschmolzenen Endothelzellen gebildet wird. Das Mutterei ist ganz erfüllt mit stark färbbaren Dotterkörnern. Der grosse ovale Kern befindet sich in mittelständiger Lage und enthält einseitig einen grossen alveolär struierten Nucleolus (siehe über diesen im allgemeinen Teil bei Cyte (Kern) und vergleiche Fig. 181 B).

Die Muttereier sollen ihre weitere Entwicklung im Plerom durchmachen, indem sie in dieses einsinken und von der Genitalhöhle, der sie indessen dicht benachbart bleiben, ganz getrennt erscheinen. Da man jedoch nur einzelne Eizellen, die von enormer Grösse sind, in dieser Lage findet, so bleibt es fraglich, ob nicht die meisten aus der Genitalhöhle direkt nach aussen gelangen, um so mehr als der Genital-

gang auftritt, wenn die Genitalhöhle von Muttereiern erfüllt ist, dagegen fehlt, wenn die einzelnen Eizellen im Plerom liegen.

Der Genitalgang entsteht von den Genitalhöhlen aus, wenn die Eientwicklung im vollen Gange ist. Er durchbricht die Muskelschichten und sein Endothel tritt in Verbindung mit dem Epiderm, das sich ihm trichterartig entgegensenkt. Die Reifung der Eizellen erfolgt noch im Muttertiere, die Befruchtung jedoch nach Ablage der Eier. Ueber die morphologische Deutung der Genitalhöhlen (als Vorstufen des Cöloms der Anneliden) siehe im allg. Teil bei Architektonik.

VI. Annelida. A. Archiannelida.

Polygordius neapolitanus Fraipont.

Uebersicht.

Mit der Uebersicht des Querschnittes (Fig. 352) wird die Beschreibung der feineren Strukturen verbunden. *Polygordius* zeigt eine

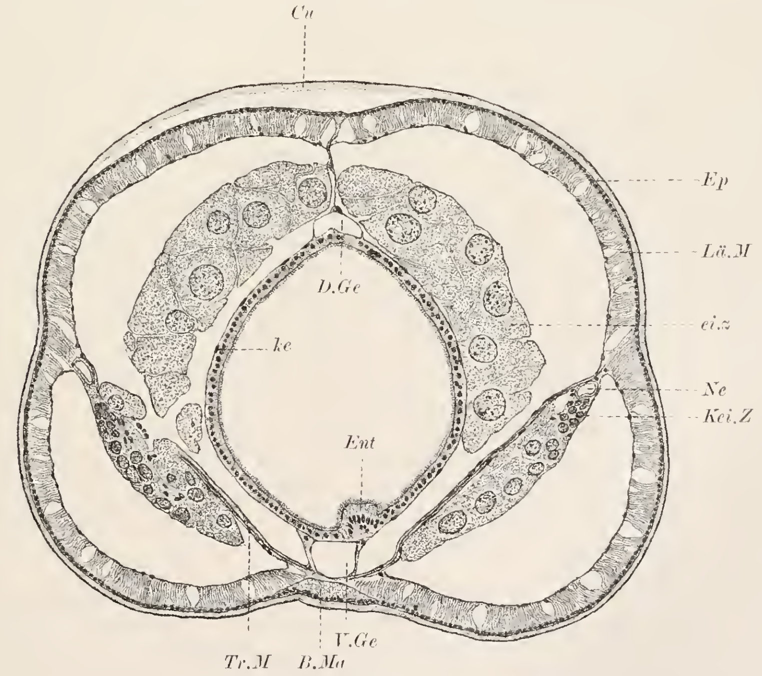


Fig. 352. *Polygordius neapolitanus*, Querschnitt. *Cu* Cuticula, *Ep* Epiderm, *B.Ma* Bauchmark, *Ent* Enteroderm (speziell ist die ventrale Längsfalte bezeichnet), *Lä.M* Längsmuskulatur, *Tr.M* Transversalmuskulatur, *Ne* Nephridium, *Kei.Z* Keimzone, *ei.z* Eizellen, *ke* Kern des peritonealen Endothels *D.* und *V.Ge* Dorsal- und Ventralgefäss.

schematische Einfachheit des Baues, die auf den weitgehenden Mangel an Bindegewebe zurückzuführen ist. Der Querschnitt hat abgerundete,

dorsoventral kaum merkbar abgeplattete, Form mit gleichmässig gewölbter Rückenfläche, etwas breiterer, flacher Bauchfläche und gleichfalls leicht abgeflachten Seitenflächen. Die Bauchfläche ist medial, entsprechend dem Nervenstreifen, ein wenig eingebuchtet; eine leichte Einbuchtung der Seitenflächen entspricht dem Ansatz der Transversalsepten (siehe unten) am Ektosoma.

Das Epiderm bildet ein niedriges Epithel mit kleinen Deckzellen; welche eine relativ mächtige Cuticula tragen. Längs der ventralen Medialfurche ist das Epiderm zum Nervenstreifen verdickt. innerhalb dessen die Deckzellen den Charakter von Stützzellen annehmen (siehe *Sigalion*). Die Fortsätze derselben zerlegen den basiepithelial eingelagerten Nervenstamm (Bauchmark) in drei Faserstränge, deren mittlerer der schwächste ist. Nervenzellen liegen dem Bauchmark in seinem ganzen Verlaufe an. Im Flächenepiderm, wie der übrige Epidermbereich zu benennen ist. kommen vereinzelt plumpe Drüsenzellen vor, die durch einen engen Porus in der Cuticula nach aussen münden.

Borsten und Parapodien fehlen bei *Polygordius* vollständig.

Das Enteron des Mitteldarms liegt im Centrum des Körpers als seitlich komprimierte Röhre. die innerhalb der Segmente weit, im Bereich der Disseppimente stark verschmälert, ist. Das Enteroderm besteht aus breiten kubischen oder niedrig cylindrischen Nährzellen mit Flimmerbesatz. Das Sarc ist längsfädig struiert und enthält schwärzbare Körner eingelagert. An der Basis der Wimpern sind Basalkörner leicht zu unterscheiden; auch sind Fussstücke ausgebildet. zwischen denen eine helle Kittsubstanz in. wie es scheint, verbindenden Lamellen vorkommt. Ventral ist das Epithel zu einem Längswulst erhöht, dessen Deckzellen schlank cylindrisch geformt sind und kräftigere Wimpern in dichter Anordnung und von gleichmässiger Ausbildung, ohne Fussstücke, tragen. Die Kerne liegen basal, im Wulste mittelständig, und zeigen einen deutlichen Nucleolus. In basiepithelialer Lage erkennt man gelegentlich einzelne Zellen, deren Deutung unsicher ist. Drüsenzellen fehlen. — Im Mesoderm ist eine geräumige, gegliederte Leibeshöhle (Cölom) entwickelt, welche vom Peritoneum ausgekleidet wird und Ekto- und Entopleura scharf sondert. Die Gliederung wird bedingt durch das dorsale und ventrale Mesenterium, welche das parietale und viscerale Peritoneum miteinander verbinden, durch die Disseppimente, welche das Cölom in segmentale Kammern zerlegen, und durch die Transversalsepten, die wiederum jede seitliche Kammer in einen dorsomedialen und ventrolateralen Teil zerlegen (Intestinal- und Podialkammer, letztere so in Hinsicht auf die mit Podien ausgestatteten Polychäten genannt).

Die Ektopleura besteht allein aus einer Längsmuskellage, die ventromedial breit unterbrochen ist. Sie wird ferner von den Muskelfasern der Disseppimente. des dorsalen Mesenteriums und der Transversalsepten durchsetzt und gliedert sich unscharf in vier Felder, von denen zwei dorsolateral, andere zwei ventrolateral. gelegen sind. Die Längsmuskelfasern stellen sehr schmale, aber hohe Bänder vor, die wie Blätter eines Buches dicht nebeneinander liegen, und deren jedes wieder aus zwei dicht aneinander gepressten Lamellen besteht, die aus Reihen von Myofibrillen gebildet werden. Die Höhe der Blätter schwankt, je nachdem die Fasern im mittleren Bereiche oder gegen

die spitz auslaufenden Enden hin angeschnitten sind. Die Faser liegt der ganzen Länge nach mit der äusseren Kante einer zarten Grenzlamelle auf, welche Epiderm und Ektopleura trennt. An der Innenseite findet sich, dicht anliegend, der Kern, der, entsprechend der Faserachse, verlängert ist und gegen welchen hin beide Faserlamellen ein wenig auseinander weichen, derart, dass er wie ein Bruchsack aus der Faser hervorzuquellen scheint. Eine dünne Sarcschicht umgiebt ihn und ist als Zellkörper aufzufassen. Man trifft die Muskelkerne nur vereinzelt und unterscheidet sie an ihrer runden, gegen die Faser hin meist leicht keilförmig zugespitzten, Form von den oft in cirkulärer Richtung verlängerten Peritonealkernen, die ihnen unmittelbar benachbart sind.

Zwischen den Muskelfasern findet sich ein feines plasmatisches Netz, das vielleicht von Fortsätzen der peritonalen Endothelzellen gebildet wird. Doch kommen auch ganz vereinzelt Kerne zwischen den Muskelfasern vor, die zu Bindezellen gehören, welche gleichfalls an der Bildung des Netzes teilnehmen. Von beiderlei Elementen wird jedenfalls auch die dünne Grenzlamelle zwischen Ektopleura und Epiderm gebildet. Die Cölothelzellen sind umfangreich und platt; man erkennt in ihnen deutlich eine fädige Gerüststruktur bei Eisenhämatoxylinfärbung.

Die Entopleura ist äusserst zart entwickelt und besteht aus einer sehr dünnen Grenzlamelle, der vereinzelte longitudinale platte Muskelfasern anliegen, die nur bei Eisenhämatoxylinfärbung deutlich hervortreten. Am Besten sind sie ventral sichtbar. Gegen das Cölom folgt das gleichfalls sehr dünne Peritoneum, das am meisten durch die flachen, auf dem Querschnitt fast linienartigen, Kerne auffällt. Dorsal und ventral setzt es sich auf die Mesenterien fort, durch die es mit dem parietalen dickeren Peritoneum verbunden ist. Am dorsalen Mesenterium sind zwischen beide dünne Cölothelien einzelne aufsteigende Muskelfasern eingelagert, die die äussere Längsmuskellage durchsetzen und an der Grenzlamelle der Haut inserieren. Am Darm weichen beide Mesenterialblätter auseinander und nehmen das dorsale Blutgefäss zwischen sich. Das ventrale Mesenterium wird in ganzer Höhe vom weiten ventralen Gefäss in seine beiden Blätter gespalten. Muskelfasern sind hier nicht zu erkennen; dagegen ist das Cölothel einigermaassen verdickt und besteht jederseits aus einer oder wenigen Zellen, in deren Sarc Gerüstfäden deutlich hervortreten. — Die beiden Mesenterialblätter sind durch zarte Grenzlamellen, welche die Blutgefässe umschliessen, von einander getrennt.

Zwischen den Ansatzstellen des ventralen Mesenteriums am Ektosoma und den Seitenlinien spannen sich die Transversalsepten aus, die aus transversal verlaufenden Muskelfasern und einem Endothelbelag bestehen. Die Fasern liegen im mittleren Septenbereich bündelweis zusammengedrängt, während ihre Enden in gleichmässiger Schicht sich nebeneinander verteilen. Derart entstehen quergestellte Lücken im Septum, an denen auch das Endothel unterbrochen ist. Die Muskelfasern sind schmale Bänder, deren Enden an der dermalen Grenzlamelle inserieren und denen im mittleren Bereiche schmale langgestreckte Kerne anliegen. Das Cölothel ist stark abgeplattet, nimmt jedoch an beiden Septenenden an Dicke zu.

Wo auf dem Querschnitt ein Disseppiment getroffen ist, stellt es sich als bauchig gekrümmte, dünne Lamelle dar, die aus einer ein-

fachen Schicht dorsoventral verlaufender Muskelfasern und aus den beiderseits aufgelagerten platten peritonealen Endothelien besteht. Eine Grenzlamelle, welche die Fasern trägt, dürfte vorhanden sein. Die Muskelfasern inserieren an der Grenzlamelle der Haut dorsal, ventral, zum Teil auch seitlich und fassen den Darm zwischen sich.

Das Blutgefässsystem besteht aus den bereits erwähnten dorsalen und ventralen Hauptgefässen, welche segmental durch eine in den Dissepimenten gelegne Schlinge miteinander kommunizieren. Von den Schlingen geht in mittlerer Höhe jederseits ein blind endendes Gefäss nach rückwärts (Fraipont). Ein eignes Endothel wurde nur am ventralen Gefässe mit Sicherheit wahrgenommen (siehe über das Vasothel bei Oligochäten). Die Gefässe liegen in der Grenzlamelle der Mesenterien und Disseppimente eingeschlossen.

Die Nephridien sind auf den Querschnitten gewöhnlich getroffen und liegen als enge Kanäle ventral den Transversalsepten an, nahe der Vereinigung dieser mit dem Ektosoma. Die Kanäle verlaufen hier zwischen den Muskelfasern und dem peritonealem Endothel. Sie sind ein wenig dorsoventral abgeplattet und bestehen aus reihenweis geordneten Zellen, die vom Kanallumen durchbohrt werden. Das Sarc ist überall drüsig ausgebildet und trüb von eingelagerten bräunlichen Körnchen. Jeder Kanal beginnt mit einem kleinen wimpernden Trichter an der Vorderseite der Disseppimente, durchsetzt das betreffende Disseppiment und durchläuft in der angegebenen Position etwa zwei Drittel des folgenden Segments, um kurz vor dem nächsten Disseppiment nach aussen umzubiegen und auszumünden. Vorn ist das Kanallumen weiter als hinten und besonders der ausführende Abschnitt ist nur am lebenden Material gut zu bemerken.

Die Genitalzellen, von denen entweder weibliche oder männliche vorliegen, entstehen an den Transversalsepten. Hier findet sich eine Keimzone in jedem Segmen ventral an den Septen, dicht neben und einwärts von den Nephridien; sie beginnt an der hinteren Wand eines Disseppiments und zieht sich eine Strecke weit am Septum gegen rückwärts. Man trifft hier die Urgenitalzellen als rundliche Zellen, mit grossem, nukleomreichem Kern, unter dem Peritoneum direkt den Muskelfasern angelagert und in lebhafter Vermehrung begriffen. An die vorhandene Gruppe von Urgenitalzellen schliessen sich medialwärts die Oogonien an, die an Grösse mächtig zunehmen, das Peritoneum durchbrechen und in die Leibeshöhle zu liegen kommen. Durch die Spalten des Septums gelangen sie auch in die Intestinalkammer und häufen sich neben dem Darme an. Während des Wachstums der Zelle nimmt der Kern bedeutend an Grösse zu und zeigt einen grossen runden Nucleolus. Die Eizellen liegen dicht aneinander gepresst, sich in ihrer Form gegenseitig beeinflussend; sie werden von einer feinfilzigen Substanz umsponnen, deren Herkunft und Bedeutung fraglich bleibt. Das Sarc enthält reichlich Trophochondren eingelagert, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen.

Die Entstehung der männlichen Geschlechtszellen erfolgt in ähnlicher Weise (Fraipont). Nach aussen gelangen die reifen Eier und Samen, wie es scheint, durch Ruptur der Körperwand.

VII. Annelida. B. Polychaeta.

Nereis diversicolor O. Fr. Müll. und *Sigalion squamatum* Delle Chiaje.

Uebersicht.

Das Querschnittsbild einer *Nereis* (Fig. 353) ist ein sehr verschiedenes, je nachdem die mittlere Segment- oder die Disseppimentregion getroffen wird. In letzterer ergiebt sich das einfachere Bild. Der Körper

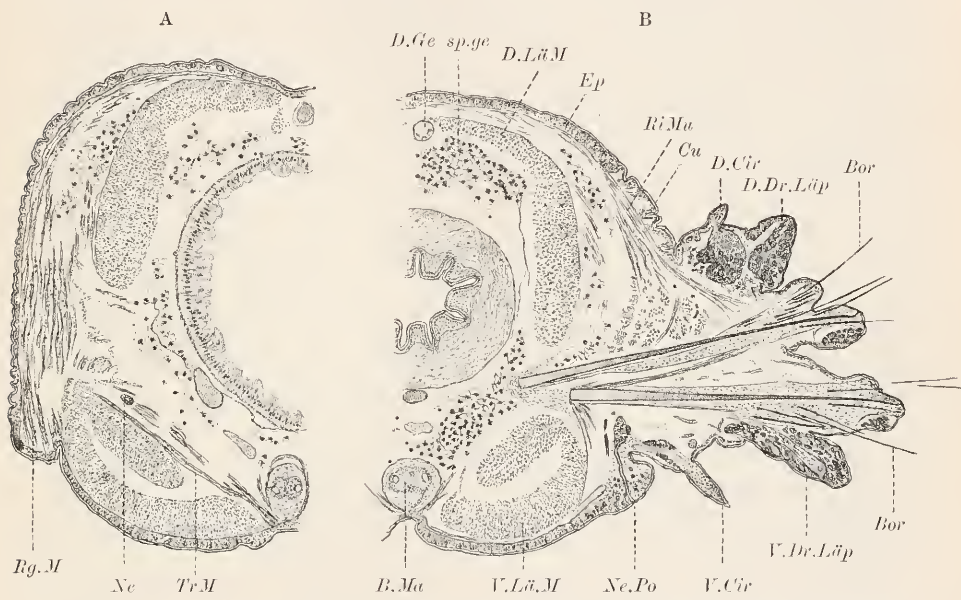


Fig. 353. *Nereis diversicolor*, A halber Querschnitt in der Disseppimentregion, B desgl. segmental; in A ist der Mitteldarm, in B der Oesophagus getroffen. *Cu* Cuticula, *Ep* Epiderm, *Bor* Borsten, *D.* und *V.Dr.Läp* dorsales und ventrales Drüsenläppchen, *D.* und *V.Cir* dorsaler und ventraler Cirrus, *D.* und *V.Lä.M* dorsale und ventrale Längsmuskulatur, *B.Ma* Bauchmark, *D.Ge* Rückengefäss (das ventrale ist nicht bezeichnet, es liegt in B nahe am *B.Ma*), *Tr.M* Transversalmuskulatur, *Rg.M* Ringmuskulatur, *Ne.Po* Nephroporus, *sp.ge* Spermogennen.

gleicht einem Parallelogramm mit abgerundeten Ecken; die dorsalen und ventralen Flächen, welche die grösseren sind, vor allem die ventralen, sind medial eingebuchtet (dorsale und ventrale Medialfurche). Die Seitenflächen erscheinen dagegen längsgewulstet, was übrigens auch für die seitlichen Partien der dorsalen und ventralen Flächen gilt. Im mittleren Segmentbereich sitzen an den Seitenflächen, und zwar in der ventralen Hälfte, die Para- oder Chätopodien auf, deren Umrisse je nach dem Schnitt mannigfaltige sind. Als mittlerer Vorsprung jedes Parapodiums imponieren die zweiästigen Ruder, aus deren eingekerbten Endflächen die langen dünnen Borsten, zu Bündeln geordnet und leicht divergierend gestellt, hervorragen. Der dorsale, etwas kürzere Ast trägt dorsal, zwischen Endfläche und Körper, einen breiten stumpf kegelförmigen Anhang; ebenso ist der ventrale Ast auf der ventralen Seite, in der Nähe der End-

fläche, mit einem spitzeren und schlanken, gegen auswärts gewendeten, Anhang versehen. Zu beiden Anhängen (Züngelchen Ehlers), die wir als Drüsenlappen bezeichnen können, gesellen sich noch kleinere, die ihrer Beschaffenheit nach auch Drüsenläppchen sind; ein ventral am dorsalen Ruderast gelegener und ein endständiger am ventralen Aste. Ferner sind die dorsalen und ventralen schlank kegelförmigen Cirren zu erwähnen. Die ersteren entspringen vom medialen Rande des dorsalen Drüsenlappens, die letzteren an der ventralen Parapodialfläche, zwischen Körperwand und ventralem Drüsenlappen.

Das Epiderm ist reich differenziert. Am gleichmässigsten erscheint es am Querschnitt der Disseppimentregion. Hier hat es im wesentlichen überall die gleiche, nicht unbeträchtliche Dicke und besteht aus Deckzellen und Drüsenzellen, sowie eingelagerten Nerven und mesodermalen Zellen. Ueber Sinneszellen siehe bei Nervensystem. Die Deckzellen sind distal unter der mächtigen, von ihnen gebildeten, Cuticula von dichter, gleichmässig längsfädiger, Struktur und bilden derart breite Endkegel, in denen der grosse, kurzellipsoide Kern liegt; basalwärts verdichtet sich ihr Gerüst zu feineren oder derberen Fibrillen, die sich intensiv mit Eisenhämatoxylin schwärzen und gestreckt oder leicht geschlängelt zur Grenzlamelle verlaufen. Je länger die Zelle, um so dichter, je kürzer die Zelle, um so lockerer sind die Fibrillen gestellt; immer aber ist der basale und mittlere Zellabschnitt schlanker als der distale, kann sich auch, wie es scheint, in ein paar Fibrillenzüge auflösen. Meist ist die seitliche Begrenzung der Zellen unterhalb der Endkegel ganz verwischt und man unterscheidet nur die absteigenden Fibrillen, zwischen denen die übrigen Elemente des Epiderms sich verbreiten (siehe Genaueres, auch über die Cuticula, bei *Sigalion*). Wo Muskeln an der Grenzlamelle inserieren, wie es seitlich an der ventralen Medialfurche der Fall ist, ist die Anordnung der Fibrillen eine enge, straffe und die Deckzellen stehen hier gleichmässiger nebeneinander, da die anderen Elemente stark zurücktreten.

Von Drüsenzellen kommen drei Arten vor. Zwei sind als Eiweisszellen zu bezeichnen, da sie sich mit Eosin rot färben; die dritte Art sind Schleimzellen. Letztere relativ seltene Elemente, durchsetzen die ganze Epidermdicke und zeigen einen kolbigen Zellkörper und gewunden verlaufenden ausführenden Abschnitt, der zur Cuticula aufsteigt und durch einen feinen Porus nach aussen mündet. Auch bei der einen Art von Eiweisszellen ist die Ausmündung in gleicher Weise leicht erkennbar. Es sind kurze, cylindrische Zellen, die sich nur wenig krümmen und gegen den Porus hin kegelartig verschmälern; sie kommen in grosser Zahl vor. Die zweite Art von Eiweisszellen zeigt einen mächtigen plumpen Zellkörper, in dem der runde mittelständige Kern mit grossem Nucleolus leicht auffällt. Der schlanke ausführende Teil setzt sich scharf ab, verläuft gewunden und vereinigt sich meist (oder immer?) mit anderen zu Bündeln, deren Ausmündung nicht sicher festzustellen war. Wenn die Ausführteile stark mit den feinen Sekretkörnern angefüllt sind, bilden die Bündel dicke fast homogen erscheinende Klumpen, deren Beziehung zu den Zellkörpern nur an günstigen Stellen zu ermitteln ist und die im Epiderm, meist dicht unter der Cuticula, scharf hervortreten. Oft sind längs der immer nachweissbaren Umrisse der einzelnen Ausführteile Kerne und helle Räume sichtbar, deren Deutung unsicher bleibt.

Zwischen den genannten Elementen verteilen sich reichlich verästelte Zellen mit kleinen dicht struierten oder grösseren bläschenförmigen Kernen, die vermutlich mesodermalen Ursprungs (Hüllzellen) sind und über die bei *Sigalion* ausführlicher berichtet wird. Es kommen auch vereinzelt eingewanderte Lymphzellen vor. Ueber die Nerven siehe weiter unten.

Im segmentalen Bereich wird die Ausbildung des Epiderms mannigfaltiger, insofern als die Schleim- und grossen Eiweisszellen sich lokal packetweis anhäufen und diese Packete (Drüsenzellpackete) gegen innen zu weit vorspringen; insofern auch als das Epithel der Ruder lange Follikel, in denen die Borsten entstehen, in die Tiefe einsenkt, die bis in den eigentlichen Körper vordringen. Die Drüsenzellpackete sind am mächtigsten an den Parapodien, vor allem aber an den Drüsenlappen und -läppchen, entwickelt. An anderen Stellen wiederum ist das Epiderm stark abgeplattet, indem kanalartige Fortsätze der Leibeshöhle oder Blutgefässe sich dicht anlegen. Das gilt besonders für die seitliche Parapodialwand, wo keine Muskeln ansetzen, während am Körper die Epidermausbildung im ganzen eine gleichmässigere ist.

In den Drüsenzellpacketen sind die Deckzellen enorm verlängert. Man sieht die Stützfibrillen bei Eisenhämatoxylinschwärzung in gewundenem Verlaufe zwischen den umfangreichen plumpen Drüsenzellkörpern, die sich in lange, schwer zu verfolgende, ausführende Abschnitte verlängern. Auch die kleinen Eiweisszellen werden zum Teil länger und umfangreicher.

Die Borstenfollikel sind dünnwandige schlauchförmige Einsenkungen des Epiderms, welche den in ihnen entstandenen Borsten eng anliegen. Sie erscheinen als zarte Membran, die hie und da durch einen grossen abgeplatteten Kern, an dem ein grosser Nucleolus besonders auffällt, geschwellt wird. Gegen das blinde Ende hin verdickt sich die Follikelwandung und enthält hier die Kerne in engerer Benachbarung; am Ende selbst (Follikelkopf) findet sich die Bildungszelle der Borste, deren Kern die gleiche Beschaffenheit wie alle anderen zeigt. Solcher Follikel hängen Gruppen in das Innere des Parapodiums und Körpers hinein und werden von einem hellen zelligen Bindegewebe, einer Modifikation des Cölothels, umsponnen. Die Cuticula schlägt sich an der Follikelmündung in dessen Inneres um, verliert sich aber, wie es scheint, bald. Die Beschaffenheit der vielfach im Innern lufthaltigen Borsten ist eine mannigfaltige, doch kann darauf hier nicht genauer eingegangen werden. Vor allem zu unterscheiden sind neben den dünnen hervorragenden Borsten die sog. Aciculae oder Stützborsten, von denen auf jeden Ruderast eine entfällt, die am tiefsten ins Körperinnere hineinragen, von beträchtlicher Stärke sind, aber nicht nach aussen vortreten und an der Peripherie unter leicht hakenartiger Umbiegung enden. Ueber ihren Bau und die Entstehung, welch letztere bei allen Borsten übereinstimmt, siehe unten bei *Sigalion* Näheres.

Das Nervensystem besteht aus dem longitudinal und ventral, dicht über der Medialfurche verlaufendem, Bauchmark, aus paarigen Seitennerven, die innerhalb jedes Segments vom Bauchmark abzweigen und seitwärts, ein wenig schräg nach rückwärts, zu den Parapodien verlaufen und hier zu den Parapodialganglien anschwellen; ferner aus feineren Nerven, die sich im Epiderm ausbreiten

oder zur Muskulatur begeben. Das Bauchmark (Fig. 354) liegt zum Teil subepithelial, zum Teil scharf vom Epiderm gesondert; es gliedert sich in die Ganglien, welche im Segment liegen, und in kurze

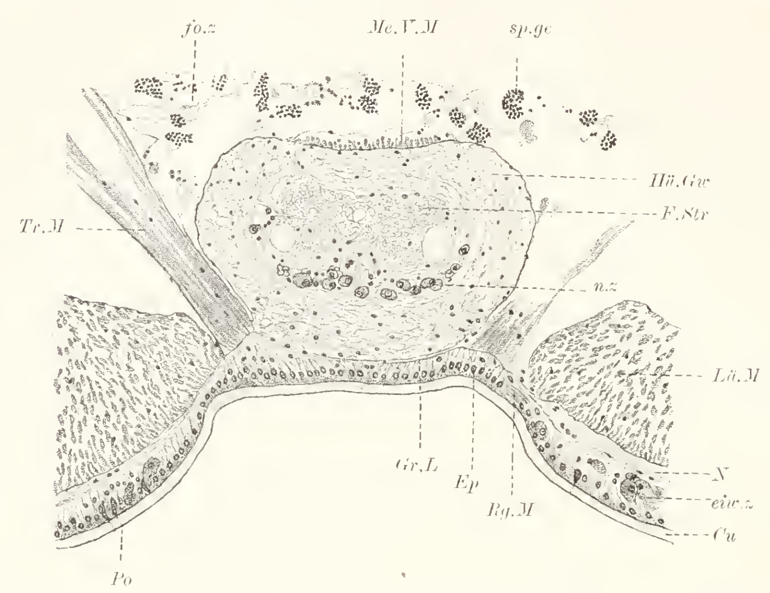


Fig. 354. *Nereis diversicolor*, Nervenstreifen und Umgebung. *Cu* Cuticula, *Po* Porus einer Drüsenzelle, *Ep* Epiderm, *eiw.z* Eiweisszellen, *N* Nerv, *Gr.L* Grenzlamelle, *Rg.*, *Lä.*, *Tr.*, *Me.V.M* Ring-, Längs-, Transversal-, Medioventrale Muskulatur, *n.z* Nervenzellen, *F.Str* Nervenfaserstrang, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *sp.ge* Spermogenne, *fo.z* Follikelgewebe.

Konnektive, welche die Ganglien intersegmental verbinden. Die Konnektive sind vom Epiderm durch Muskulatur und Grenzlamelle getrennt; die Ganglien dagegen stehen in ihrem mittleren Bereiche, wo die Nerven von ihnen entspringen, mit dem Epiderm in direktem Zusammenhang, doch nur derart, dass das Hüllgewebe des Ganglions direkt in das als mesodermal bezeichnete zellige Gewebe des Epiderms übergeht, während die Deckzellen gegen vorn und hinten ausweichen, zum Marke aber in keinerlei Beziehung treten. Auch die Seitennerven stehen mit dem Epiderm nur durch das Hüllgewebe, das sie umkleidet, in loser Verbindung und das Gleiche gilt auch für die Parapodialganglien.

Ein Konnektiv ist auf dem Querschnitt von rundlicher Form, gegen aussen leicht keilförmig abgeschrägt. Es besteht aus drei dicht nebeneinander liegenden Nervenfasersträngen, deren beide seitliche weit umfangreicher als der kleine mediale sind. Der Letztere keilt sich gegen einwärts zwischen die beiden lateralen, die sich gegen auswärts direkt berühren, ein. Alle Stränge stehen in geringen Abständen in Faseraustausch (Kommissuren). Sie sind durch eine dicke, vor allem auswärts entwickelte, Gewebslage eingehüllt, die ihrer Struktur nach als zelliges Bindegewebe aufzufassen und als Hüllgewebe zu bezeichnen ist. Ihre mesodermale Abkunft ist wahrscheinlich (siehe bei Nemertinen und bei *Lumbricus*, auch unten bei *Sigalion* Näheres). Sie besteht aus reich verästelten, fädig struierten Zellen, deren Grenzen nicht zu bestimmen sind, ähnlich wie es bei

dem als mesodermal bezeichneten Gewebe des Epiderms, mit dem sie ja direkt zusammenhängt, der Fall ist. Eine reichliche Zwischensubstanz lockert das Gewebe auf. Die Kerne sind bald klein und dunkel gefärbt, bald grösser und dann bläschenförmig, mit deutlichem Nucleolus. Ausser vom Hüllgewebe werden die Faserstränge auch von Glia umgeben, deren Zellen unmittelbar den Strängen anliegen, zum Teil auch in diese vorgeschoben sind. Die Gliafasern umspinnen die Stränge entweder cirkulär oder begleiten sie longitudinal oder dringen ins Innere derselben ein. Sie treten bei Eisenhämatoxylinschwärzung scharf hervor (siehe Weiteres bei *Sigalion*).

In den Strängen selbst finden sich longitudinal verlaufende Nervenfasern verschiedener Stärke, darunter drei kolossale, von denen die beiden weitaus umfangreicheren in den lateralen Strängen seitlich, der dritte im mittleren Strange dorsal, gelegen sind. Neben den Gliafasern und -zellen scheint auch das Hüllgewebe in die Stränge einzudringen (siehe bei *Lumbricus*).

Die Bauchganglien sind dort, wo die Seitennerven entspringen, stark abgeplattet, gehen im übrigen ohne scharfe Grenze in die Konnektive über. Sie unterscheiden sich von letzteren durch die Anwesenheit von zumeist unipolaren, birnförmigen Nervenzellen, die, zu Bündeln angeordnet und ins Hüllgewebe eingebettet, den Strängen ventral und lateral anliegen und ihre Fortsätze in diese einsenden. Im Bereiche des Ganglions sind ferner die Stränge nicht scharf von einander gesondert und die kommissuralen Verbindungen vor allem durch quer verlaufende Axone, die zu den Zellen in Beziehung stehen, deutlich ausgeprägt. Ueber die feineren Strukturen der Zellen und Fasern siehe bei *Lumbricus* Näheres; von den Zellen sei nur erwähnt, dass sie vielfach durch eingelagerte helle Kanälchen, die vorwiegend peripher liegen, stark aufgehellt erscheinen.

An den Seitennerven sind ausser den Nervenfasern begleitende Gliafasern und -zellen, sowie ein peripherer Mantel von Hüllgewebe zu erkennen. Beides kommt auch den Parapodialganglien zu, die sich vom Nerven nur durch einen Belag von Nervenzellen unterscheiden. Sie liegen ventral an der Basis der Parapodien, unterhalb des Nephridialknäuels. Auch an den feineren, im Epiderm verlaufenden, Nerven sind Gliafasern und Hüllgewebe zu unterscheiden. Man findet solche Nerven besonders reich in den Drüsenlappen eingebettet.

Durch die Methylenblaumethode (Retzius) wurden Sinneszellen im Epiderm und motorische Nervenzellen in den Centren nachgewiesen. Die Sinneszellen sind fadenförmige, durch den in verschiedener Höhe gelegenen Kern spindelig geschwellte, Zellen, deren distaler Fortsatz unter der Cuticula sich leicht verdickt und in ein hervorstehendes Tasthaar ausläuft, deren basaler nervöser Fortsatz sich ins Bauchmark begiebt und unter **T**förmiger Teilung einen Ast nach vorn, einen nach rückwärts sendet; beide Fortsätze geben sich verzweigende Lateralen ab und enden mit Terminalen. Die Sinneszellen finden sich einzeln am ganzen Körper; sie bilden auch Gruppen (Sinnesorgane), vornehmlich an den Cirren, und ordnen sich an der dorsalen Cirre medialwärts zu einem dichten Längsstreifen, der vor dem Cirrenende verstreicht. Die motorischen Zellen geben, in der Nähe des Zellkörpers, vom Axon seitliche, sich verästelnde, Fortsätze ab, die wohl zum Teil als receptorische zu bezeichnen sind. Der Axon selbst begiebt sich, nachdem er das Bauchmark verlassen hat,

zur Muskulatur, wo er sich in Terminalen auflöst, die mit knotiger Anschwellung an den Muskelfasern enden. Retzius beobachtete ferner Endverästelungen in Umgebung der Follikelköpfe der Borsten, die vermutlich sensibler Natur sind. Die sensiblen Fasern, die von den Sinneszellen ausgehen, sammeln sich nach und nach zu den feinen Nerven der Haut, die schliesslich in die Seitennerven eintreten.

Im Centrum des Körpers liegt, in der Mitteldarmregion, das Enteron als seitlich leicht komprimiertes Rohr, dessen Epithel zirkuläre, dicht gestellte Wülste bildet. Es besteht aus wimpernden Nährzellen von deutlich längsfädiger Struktur, welche arm oder reich an eingelagerten Körnern (Trophochondren) sind und die Kerne in mittlerer Lage zeigen; ferner aus Eiweiszellen von gleichfalls schlanker Form, die, wie es scheint, in reichlicher Anzahl vorhanden sind.

Die Muskulatur ist in komplizierter Weise entwickelt, insofern als der Hautmuskelschlauch bei weitem nicht die Einheitlichkeit, wie bei *Polygordius* und den Oligochäten zeigt, vielmehr die einzelnen Muskelmassen scharf gesondert erscheinen. Die Ectopleura besteht aus einer äusseren Ringmuskellage, die dorsal und ventral, auch lateral zwischen den Segmenten, regelmässig ausgebildet, lateral innerhalb der Segmente jedoch in einzelne, an die Borstenfollikel herantretende oder in die Parapodien einstrahlende Faserbündel aufgelöst ist; ferner aus fünf Längsmuskelfeldern, von denen je zwei umfangreiche dorsal und ventral, ein unpaares kleines medioventral auf dem Bauchmark gelegen ist. Eine äussere zirkuläre und innere longitudinale Muskellage von geringer Mächtigkeit liegen dem Enteron an und repräsentieren die Entopleura. Als Mesopleura zu bezeichnen sind die Muskelbündel der vielfach durchbrochenen Transversalsepten, welche sich zwischen der ventralen Medialfurche und der seitlichen Körperwand ausspannen; ferner die in der Hauptsache dorsoventral verlaufenden Muskelfasern der stark gewölbten dünnen Disseppimente. Mesenterien sind nur rudimentär ausgebildet; ein ventrales Mesenterium verbindet das ventrale Blutgefäss mit dem medioventralen Felde.

Die Ringmuskellage umgreift den ganzen Körper, ist aber vielfach durch Lücken unterbrochen. So vor allem dort, wo das Bauchmark mit dem Epidern in Verbindung tritt, ferner wo die transversalen Muskelfaserbündel an die Grenzlamelle herantreten; auch den Seitennerven und allen übrigen Verdickungen des Epiderms (Drüsenzellpackete), weichen die Fasern aus; ferner wird die Lage durch Divertikel des Cöloms durchbrochen (siehe unten). Die Ringmuskelfasern liegen im allgemeinen der Grenzlamelle an; doch werden sie dort, wo die Körperoberfläche in Falten gelegt ist, durch die Divertikel der Leibeshöhle von ihr abgedrängt. In den Parapodien ist die Berührung mit der Grenzlamelle überhaupt nur lokal gewahrt. Die Muskellage ist in Bündel aufgelöst, die vom Körper her durch die Leibeshöhle hindurch zum Teil gegen die Ruderäste hin verlaufen und an deren Grenzlamelle enden, zum Teil an die Köpfe der Borstenfollikel herantreten (Retraktoren der Borsten). Eine dritte Gattung von Muskelbündeln gehört den Parapodien ganz an; es sind die Protraktoren der Borsten, die einerseits an der Grenzlamelle der Ruderäste, andererseits gleichfalls an den Follikelköpfen, inserieren und den Borsten parallel oder divergierend neben ihnen verlaufen. Bei den

frei hervorragenden Borsten sind es immer Gruppen, zu welchen ein Kranz von Protraktoren gehört.

Die vier grossen Längsmuskelfelder liegen nur dorsal und ventral der Ringmuskulatur an, seitlich senken sie sich steil in die Leibeshöhle. Während die dorsalen ziemlich tief herabreichen und dicht über den Follikelköpfen der Aciculae abgerundet enden, biegen die ventralen, unmittelbar unter den genannten Follikelköpfen, medialwärts um, wenden sich gegen das Bauchmark hin, schlagen sich dann wieder dorsal um und kehren in engster Benachbarung zu dem eben geschilderten Abschnitt, wieder lateralwärts zurück, bis dicht an die Follikelköpfe, wo sie, sich verdünnend, enden. Derart bildet jedes ventrale Feld auf dem Querschnitt ein S, dessen unterer Schenkel der grösste ist, dessen mittlerer und oberer Schenkel sich dicht berühren. Das mediale Bauchmarkfeld ist nur sehr schwach entwickelt. Es bildet eine dünne Muskellage auf der Innenseite des Bauchmarks, an dessen Grenzlamelle anliegend.

Die Transversalsepten sind lückenhaft entwickelt; jede Lücke entspricht einer Unterbrechung der Muskulatur, die in einzelne Muskelbündel aufgelöst ist. Die Bündel inserieren einerseits an der Grenzlamelle der ventralen Medialfurche, und zwar an den Seiten derselben, verlaufen dann schräg neben dem Bauchmark, dessen Form dadurch ventral zu einer keilförmigen zugestutzt wird, und inserieren andererseits an der Grenzlamelle der lateralen Körperwand, entweder zwischen den Parapodien oder an der dorsalen Ursprungslinie derselben, dringen aber in letztere nicht ein und stehen auch zu den Borsten in keiner Beziehung.

Die Muskelfasern sind ganz allgemein schmale, spitz auslaufende Bänder, denen der lange Kern innig anliegt. Zwischen den Muskelfasern der Bündel und Felder, sowie der geschlossenen Muskellagen, findet sich ein sehr spärliches Bindegewebe, das aus vereinzelten verästelten Zellen und, wie es scheint, zarten Scheiden von Bindesubstanz besteht, die die Muskelfasern umspinnen. Vom Bindegewebe stammen auch die an der Grenze zum Epiderm und zum Enteron ausgebildeten derberen Grenzlamellen. Ueber die Muskulatur des Darms und der Disseppimente genügt das weiter oben Gesagte.

Die Form der Leibeshöhle wird durch die Auflösung der Muskulatur zu einer sehr komplizierten. Neben dem weiten Raum in Umgebung des Darms (Intestinalkammer) finden wir zwei ventrale durch die Transversalsepten abgegrenzte Räume, zu welchen auch die Leibeshöhle der Parapodien gehört. Sie sind als Podialkammern zu bezeichnen. Zwischen die laterale Wand der dorsalen Längsmuskelfelder und die Seitenwand des Körpers schiebt sich noch ein ziemlich weiter Raum ein, der von den Ringmuskelbündeln, die in die Parapodien eindringen und zu den Follikelköpfen verlaufen, durchsetzt wird und mit dem Cölom der Parapodien und der Intestinalkammer zusammenhängt. Man kann ihn als Nebenraum der Intestinalkammer bezeichnen. Von ihm, wie auch von der Podialkammer aus, dringen Divertikel der Leibeshöhle, die von Blutgefässen begleitet werden, gegen das Epiderm vor. Sie liegen vor allem in den Falten der Körperoberfläche, wo sie die Ringsmuskulatur von der Grenzlamelle abdrängen und das Epiderm stark abplatten. Andere Divertikel dringen von der medialen Grenze der ventralen Muskelfelder her zwischen die Ringmuskellage und Grenzlamelle ein, ferner steht der

Nebenraum der Intestinalkammer mit dieser auch dorsal ausserhalb der Muskelfelder in vielfacher Verbindung. Man kann alle diese Divertikel des Cöloms zusammen als Hautkanäle bezeichnen. Sie sind, wie die Leibeshöhle selbst, von einem dünnen Cölothel ausgekleidet.

Das Cölothel ist verschiedenartig ausgebildet. Im allgemeinen bildet es ein plattes Endothel, so vornehmlich an den Längsmuskelfeldern und in den Hautkanälen. In Umgebung der Borstenfollikel und am Nephridialknäuel nimmt es den Charakter eines blasigen Zellgewebes an, das einerseits die einzelnen Follikel verbindet und besonders an den Köpfen mächtig entwickelt ist, andererseits die Windungen des Nephridialkanales zu einem glatt begrenzten Knäuel zusammenfügt. Nach Goodrich zeichnen sich ferner im hinteren Bereiche jedes Segments zwei Peritonealstreifen an den dorsalen Muskelfeldern, welche den freien inneren Rand der letzteren überqueren und besonders an der Aussenseite, also in Begrenzung des Nebenraums der Intestinalkammer, hoch emporsteigen, durch Verdickung des Endothels und Wimperbesatz aus (dorsale Wimperorgane). Sie sind in ihrem Verlaufe an die dorsalen Seitengefässe gebunden. Auf ihren feineren Bau kann hier nicht eingegangen werden; Goodrich betrachtet sie als Anlagen von Genitalgängen, die erst bei völliger Geschlechtsreife eine Verbindung mit der Aussenwelt, und zwar vermutlich auf der dorsalen Seite, im Bereich des Nebenraumes, eingehen dürften. (Ueber das Gefässperitoneum und das Verhalten bei Geschlechtszellbildung siehe unten.)

Die Nephridien bestehen aus segmental geordneten Kanälen, welche in der Hauptsache in den Podialkammern verlaufen und an der ventralen Seite, dicht am Ursprung der Parapodien, nach aussen münden. Die innere Oeffnung (Nephrostom) ist trichterförmig, mit einer eigentümlich fransenartig ausgezogenen (Goodrich), wimpernden Oberlippe ausgestattet, und liegt präseptal in der Intestinalkammer. Es folgt ein zunächst präseptaler Anfangskanal, welcher das Disseppiment durchsetzt und in die Podialkammer übertritt. Hier knäuelt er sich dicht auf, ist zunächst eng, dann etwas geräumiger und bildet einen kompakten Knoten, in dem die Kanalwindungen von Peritonealgewebe zusammen gehalten werden (Knäuelkanal). Vom Knäuel geht der Endkanal direkt ventralwärts, völlig gestreckt zu einem engen Porus, der die Cuticula nach Art der am Ende der Drüsenzellen vorhandenen durchsetzt. Der postseptale Teil des Kanals ist, ähnlich wie bei *Lumbricus*, in zwei Längsstreifen bewimpert. Das Epithel enthält drüsige Zellen, deren Kerne stellenweis deutlich in zwei Reihen geordnet sind; das Lumen dürfte bald ein intracelluläres, bald ein intercelluläres sein (Goodrich). Bei Injektion von carminsaurem Ammoniak in die Leibeshöhle färbt sich der Knäuelkanal intensiv rot (Kowalevsky). Zu den Nephridien steht das ventrale Hautgefäss in Beziehung.

Das Blutgefässsystem besteht aus einem grossen Rücken- und Bauchgefäss und verbindenden ecto- und entosomatischen Schlingen. Vom Rückengefäss entspringen die dorsalen Hautgefässe, welche, in einer Disseppimentfalte gelegen, längs des dorsalen Wimperorganes (Goodrich) das dorsale Muskelfeld innen umgreifen und sich im Bereich des Nebenraumes der Intestinalkammer am Epiderm verzweigen. Vom Bauchgefäss gehen die ventralen

Hautgefässe ab, welche starke Aeste auch in die obere Parapodialregion senden und gleichfalls am Epiderm sich verzweigen. Die Hautgefässäste sind zum grossen Teil, vielleicht sämtlich, an die Hautkanäle des Cöloms gebunden. Sie bilden, wie es scheint, Kapillargeflechte, deren genaue Darstellung noch nicht gegeben ist. In das Epiderm selbst dringen sie nicht ein, wenn es auch oft den Anschein hat; sie sind vielmehr immer durch die oft sehr dünne Grenzlamelle davon getrennt. Auch die entosomatischen Schlingen lösen sich in der Entopleura in Kapillargeflechte auf.

Das kontraktile dorsale Gefäss verläuft dicht an der Ringmuskulatur zwischen beiden dorsalen Längsmuskelfeldern, der Ektopleura mittelst des peritonealen Ueberzuges angefügt. Man kann die das Gefäss umschliessende Ringmuskulatur als Mesenterialrest auffassen. Das ventrale nicht kontraktile Gefäss liegt über dem Bauchmark und steht mit dessen Muskelfeld durch ein dünnes Aufhängeband, den Rest des ventralen Mesenteriums, in Verbindung. Alle Gefässe sind, wo sie frei durch die Leibeshöhle verlaufen, vom Peritoneum überzogen. Sie besitzen (ob alle?) ein eigenes Endothel (siehe darüber genauer bei Oligochäten) und enthalten reichlich formkonstante, rundliche Blutzellen, die besonders in den Kapillaren oft knotenartig gedrängt liegen. Die Färbung des Blutes ist an die Flüssigkeit gebunden.

Lymphzellen finden sich überall reichlich in der Leibeshöhle, seltener in den Geweben, lassen sich aber auch im Epiderm nachweisen. Sie sind von rundlicher wechselnder Gestalt und Grösse und vermögen sich mittelst Pseudopodienbildung zu bewegen (Amöbocyten). Ihr Sarc erscheint von dichter Beschaffenheit; gelegentlich ist es angefüllt mit Körnchen, die sich mit Eosin lebhaft färben. Nicht selten sind Zellen mit zwei Kernen; auch kommen Zellen vor, welche im Innern Fremdkörper tragen (Phagocyten). Sie liegen oft in Haufen beisammen. Nach Kowalevsky findet sich vornehmlich in den hinteren Segmenten, jederseits dorsal an der Haut, ein gelblichbrauner Zellklumpen, der injiziertes Indigcarmin aufnimmt. Ferner nimmt man nicht selten reihenförmige oder gedrängtere Anhäufungen von Lymphzellen wahr, deren Bedeutung fraglich bleibt. Die Lymphzellen gehen aus Cölothelzellen, besonders in Umgebung der Gefässe, hervor.

Die Genitalzellen liegen bei geschlechtsreifen Tieren überall in der Leibeshöhle, inmitten eines blasigen Gewebes, das lokal mit der Ektopleura zusammenhängt und als Wucherung des Peritoneums zu bezeichnen ist. Man trifft die Oogonien zunächst in Gruppen angeordnet, wie sie durch Teilung der Urgenitalzellen entstanden; später verteilen sie sich einzeln und werden unter enormem Wachstum zu den Muttereiern, an denen sich später die Reifungsvorgänge abspielen. Die Samenzellen sind immer in rundlichen, beerenartigen Massen in grosser Zahl zusammengehäuft und zeigen je nach dem Entwicklungsstadium ein wechselndes Aussehen. Auf die einzelnen Stadien kann hier nicht eingegangen werden. Das folliculäre Gewebe, das die Eizellen oder Samenzellgruppen umgiebt, besteht aus runden Blasenzellen, deren Wandung einseitig den Kern enthält. Es scheint an verschiedenen Stellen mit dem Peritoneum zusammenzuhängen, so z. B. an den Follikelköpfen der Aciculae. Die Urgenitalzellen sollen aus Cölothelzellen hervorgehen.

Sigalion squamatum.

Von *Sigalion* wird allein das Epiderm der ventralen Fläche, unter besonderer Berücksichtigung des in der Mediallinie gelegenen Nervenstreifens, und ferner die Borstenbildung betrachtet. Das Bauchmark (Fig. 355) liegt noch im Epiderm, das an der be-

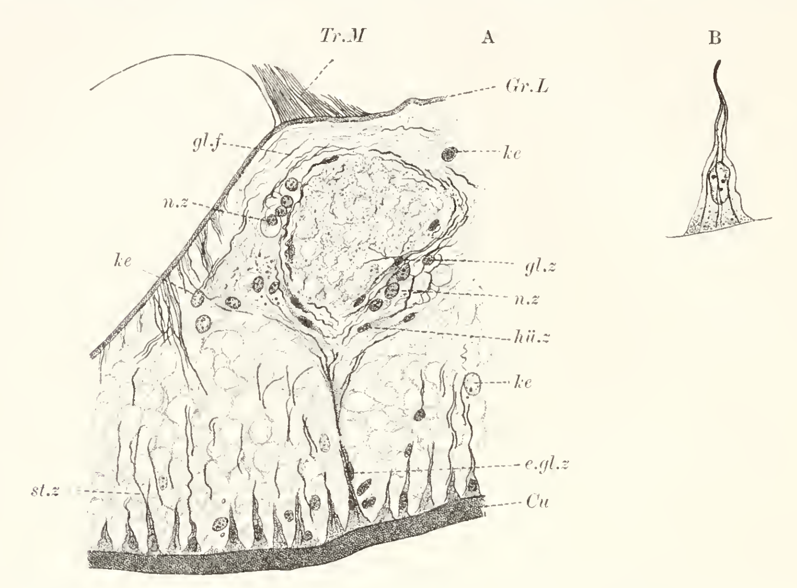


Fig. 355. *Sigalion squamatum*, A halber Querschnitt des Nervenstreifens, B distales Ende einer Stützzelle stärker vergrössert. *Cu* Cuticula, *st.z* Stützzelle, *e.gl.z* epitheliale Gliazelle, *gl.z* Gliazelle, *gl.f* Gliafaser, *n.z* Nervenzelle, *hü.z* Hüllzelle aus der unmittelbaren Nachbarschaft der Ganglienhälfte, *ke* Kerne von Hüllzellen des Epiderms, *Gr.L* Grenzlamelle, *Tr.M* Transversalmuskulatur.

treffenden Stelle zum Nervenstreifen verdickt ist. Die Beziehungen der Deckzellen zum Stützgewebe des Markes sind besonders günstig zu studieren; auf das nervöse Gewebe wird nicht eingegangen. Bildung und Bau der Borsten ist gut an den Aciculae zu beobachten, die sich durch beträchtliche Grösse auszeichnen (siehe auch bei *Lumbricus*).

Nervenstreifen.

Im Bereich des Bauchmarks schwillt das Epiderm zu einem mächtigen Wulste an, dessen in kurzen Intervallen wechselnde Konfiguration hier nicht berücksichtigt wird. Am Nervenstreifen sind folgende zellige Elemente zu unterscheiden. Zunächst treten die Deckzellen in charakteristischer Ausbildung, besonders bei Eisenhämatoxylinschwärzung, scharf hervor. Sie zeigen Uebergänge zum Stützgewebe des Bauchmarkes, das von Gliazellen gebildet wird. Die Nervenzellen und -fasern kommen nicht zur Besprechung. Zwischen den Deckzellen ist reichlich ein vermutlich mesodermales Gewebe (Hüllgewebe) entwickelt, das in Beziehungen zum Bauchmark steht.

Deckzellen. Zunächst seien die Deckzellen des seitlich an-

grenzenden Flächenepiderms besprochen. Sie sind im ganzen niedrig cylindrisch oder kubisch geformt, aber nur distal als einheitlicher Zellkörper entwickelt, der die Cuticula trägt und den ovalen, flach liegenden Kern enthält; gegen einwärts dagegen lösen sie sich in mehrere Säulen auf, die zur Grenzlamelle hinziehen. Die Zelle gleicht so in typischen Fällen einem Sessel mit mehreren Füssen (Fig. 356 A); doch wechselt die Form beträchtlich, da die Säulen unter einander zusammenhängen können. Das kommt umsomehr zur Geltung, je näher die Zellen dem Neuralstreifen liegen. Der Zellkörper wird höher, kegelförmig, und die Längsachse der Kerne stellt sich aufrecht. Zugleich verlängern sich die Säulen beträchtlich; je länger sie werden, um so schlanker ziehen sie sich aus, legen sich dicht aneinander und bilden im Neuralstreifen meist eine einheitliche Stützfaser, die an der Grenzlamelle mit kegelförmig verbreitertem Fusse endet.

Ueber diese formale Beschaffenheit der Deckzellen kann man sich schon bei gewöhnlichen Färbungen leicht informieren. Der eigenartige strukturelle Bau wird aber erst deutlich bei Eisenhämatoxylinbehandlung. Wir sehen dann im distal gelegenen Zellkörper feine Längsfäden, an denen sich kleine geschwärzte Körnchen (Desmochondren) verteilen. In den Säulen treten die Fäden deutlicher hervor; sie erscheinen hier zu feinen oder kräftigeren Fibrillen verschmolzen, an denen Körner fehlen, die sich intensiv schwärzen und einzeln zur Grenzlamelle absteigen. Je länger und schlanker die Säulen werden, desto mehr vereinigen sich die Fibrillen; schliesslich besteht jedes Säulchen aus einer Fibrille und durch Verschmelzung dieser wird der

Fig. 356. *Sigalion squamatum*, Deckzelle des Flächenepiderms (A) und des Nervenstreifens (B). *Cu* Cuticula (innere Grenzfläche), *Cu.fi* Cuticularfibrille, *Ki Schi* Kittschicht, *au.s* Aussensaum, *schs.l* Schlussleiste, *de.ch* Desmochondren, *st.fi* Stützfibrille, *k* Korn (Trophochonder?), *st f* Stützfaser, *ke* Kern, *Gr.L* Grenzlamelle.

Zellkörper unterhalb des distalen Endkegels in eine oder ein Paar kräftige Stützfasern verwandelt. Die Zelle hat dann den Charakter einer Stützzelle angenommen. Die Stützfasern lösen sich an beiden Enden pinselartig auf und umfassen mit ihren distalen Endfäden den länglichen Kern. Sie sind völlig homogen und glatt begrenzt, und erscheinen im Schnitt dort, wo sie durchschnitten wurden, hakig umgebogen.

An den Deckzellen jeder Gestalt sieht man distal unter der Cuticula eine Schicht äusserer Körner, deren jedes einem Faden anliegt. Man hat die Körner jedenfalls als besonders regelmässig angeordnete Desmochondren, nicht aber als Basalkörner aufzufassen, wenngleich ein kinetisches Centrum nicht wahrgenommen wurde. In der Höhe der äusseren Körner liegen zwischen den Zellen Schlussleisten, die deutlich hervortreten. Die Fäden durchsetzen bis zur Cuticula einen hellen schmalen Aussensaum; über ihr Verhalten in der Cuticula siehe unten. Ein Innensaum unterhalb der Körner, ist auch angedeutet; erst unterhalb desselben beginnen die an den Fäden verstreuten Desmochondren, zwischen denen vielleicht auch andersartige Körner vorkommen. Dem Kern weichen die Fäden seitlich aus.

Die Form der Kerne wurde schon erwähnt. Sie sind reich an Nucleinkörnern, die sich an einem oft deutlich hervortretenden Gerüst verteilen und zwischen denen Nucleolen nicht immer zu unterscheiden sind.

Die Cuticula ist von beträchtlicher Stärke und deutlich flächenhaft geschichtet. Es lassen sich am Neuralstreifen etwa 11 Elementarschichten unterscheiden, die sämtlich von übereinstimmender geringer Dicke sind. An günstigen Präparaten treten bei starken Vergrösserungen aufsteigende Fäden (Cuticularfibrillen) hervor, die als Verlängerungen der Zellfäden erscheinen und die Cuticula ganz durchsetzen. Die Schichtung ergiebt sich durch Verbindung dieser Fibrillen untereinander mittels Lamellen von Kitt-(Grund-)substanz, die selbst wieder eine faserige Struktur aufweisen. Zwischen den Lamellen ist die Grundsubstanz etwas heller (Schichtlinien). Sie schwärzt sich leicht mit Eisenhämatoxylin (siehe die Beschreibung der Regenwurmcuticula).

Epitheliale Gliazellen. Die Stützzellen des Neuralstreifens weichen dem Bauchmark aus, indem sie entweder zu beiden Seiten oder zwischen den Fasersträngen desselben bündelweis zur Grenzlamelle absteigen. Es sei erwähnt, dass das Bauchmark nur zwei laterale Faserstränge enthält; ein medialer fehlt. Sehr eigentümliche Verhältnisse ergeben sich zwischen den Fasersträngen dadurch, dass sich die Cuticula lokal bis zur Grenzlamelle einsenkt und die zu ihr in Beziehung stehenden Stützzellen eine abweichende Verlaufsrichtung einschlagen. Es kann darauf nicht näher eingegangen werden. Unter den Stützzellen giebt es eine Anzahl, die gruppenweis in kurzen Abständen von einander in zwei Längsreihen, rechts und links von der Mediallinie, angeordnet sind und sich wesentlich von den übrigen Elementen unterscheiden. Der gestreckte Kern liegt, von der Cuticula entfernt, einseitig an einer Stützfaser, die einerseits sich in einem distalen Endkegel unter der Cuticula in Endfäden auflöst, anderseits zu einem der Faserstränge hinzieht und sich unter diesem in mehrere divergierende Aeste spaltet, die in welligem Verlaufe den Faserstrang umscheiden, wohl auch in ihn eindringen oder in die abgehenden Seitennerven eintreten. Sie bilden also einen Teil

des neuralen Stützgewebes. Die Zweigfasern sind von genau derselben Beschaffenheit wie die Stützfasern selbst; sie schwärzen sich intensiv mit Eisenhämatoxylin und erscheinen völlig homogen und glatt begrenzt. Wie es scheint sind übrigens in der Kernregion nicht alle Gerüstfäden zur Stützfaser vereinigt. sondern es laufen parallel auch feinere Fäden, die den Kern zwischen sich nehmen. Die Zweige der Stützfaser haben die Neigung sich in feinere Fasern aufzulösen, die schwer zu verfolgen sind.

Die geschilderten Zellen sind als epitheliale Gliazellen zu bezeichnen, da sie den Charakter der Stützzellen mit dem der Gliazellen verbinden. Sie stellen eine Uebergangsform zwischen beiden dar und versinnbildlichen das embryonale Verhalten, die Auswanderung von Epithelzellen in die Nervenstämme.

Gliazellen. Die Gliazellen liegen im Umkreis der Faserstränge, gelegentlich auch in diese eingesenkt und geben Fortsätze ab, die zum Teil an der Peripherie der Stränge in cirkulärer und longitudinaler Richtung verlaufen, zum Teil in diese eindringen. Das Verhalten der Fortsätze zum Zellkörper ist im wesentlichen dasselbe, wie es bei *Lumbricus* ausführlich beschrieben wird; es sei deshalb auf jenes Kapitel verwiesen. Jeder Fortsatz bildet eine Stützfaser; alle Fasern vereinigen sich in Umgebung des Kernes zu einer mehr oder weniger dichten Hülle, innerhalb welcher ein Fibrillenaustausch statthat. Die Verzweigung der Fasern wurde nicht genauer studiert, dürfte aber der beim Regenwurm beschriebenen entsprechen.

Hüllgewebe. Zwischen den Säulen und Stützfasern der Deckzellen findet sich ein helles Gewebe eingelagert, das vor allem in den Neuralstreifen, in Umgebung des Bauchmarkes, mächtig entwickelt ist. Es besteht aus reich verästelten Zellen deren genaue Formen nicht festzustellen sind, die scheinbar direkt miteinander zusammenhängen. Um die meist grossen bläschenförmigen, einen deutlichen Nucleolus zeigenden, Kerne, die aber auch schmal-elliptische Formen annehmen und dann dunkel gefärbt sein können, fügt sich ein lichtes, zartfädiges Sarc, welches von verschieden grossen, von hyaliner Zwischensubstanz erfüllten, Räumen durchsetzt ist. Die Fäden verlaufen in lockeren Zügen, vermutlich entsprechend den Zellfortsätzen, die nicht scharf abzugrenzen sind. Sie bilden ein Maschennetz mit eingelagerten hellen Kanälen, in deren Umgebung sie membranartig verbunden scheinen. Die Verbindung wird durch eine zartlamellöse Grundsubstanz bewirkt, die sich mit der van Gieson-Methode nicht färbt.

Derart sind vor allem die Zellen auswärts von den Fasersträngen beschaffen. Ueberall verstreut liegen die grossen runden hellen Kerne in dem gleichfalls hellen grobschaumigen und retikulären Sarc. Hier und da sind in der Umgebung manchen länglichen Kernes körnige Einlagerungen zu erkennen; es wird hierdurch der Uebergang vermittelt zu kleineren gestreckten Kernen innerhalb spindelförmiger gekörnter Zellleiber, die verschieden orientiert verlaufen und körnige sich verästelnde Fortsätze abgeben. Ein scharfer Unterschied kann zwischen diesen spindelförmigen Zellen und den übrigen nicht gemacht werden. Erstere sind besonders häufig in unmittelbarer Umgebung der Faserstränge und der Seitennerven.

Besonders deutlich fädig struiert sind die einwärts von den Fasersträngen gelegenen Zellen des Hüllgewebes, die übrigens ohne scharfe Grenze in die äusseren übergehen. Sie sind auch reicher an verstreut

liegenden Körnchen. Das Hüllgewebe dringt auch in die Faserstränge ein, wie es bei *Lumbricus* ausführlicher beschrieben wird.

Borstenbildung.

In jedem Parapodium finden sich zwei Aciculae (Stützborsten), je eine zu einem Ruderast gehörig, die am Ende leicht hakig umbiegen und nicht nach aussen hervortreten. Im ganzen Verlaufe sind die Borsten vom unmittelbar anliegenden Follikel umgeben, an dessen leicht verdicktem blindem Ende (Follikelkopf, Fig. 357) sie der Bildungs-

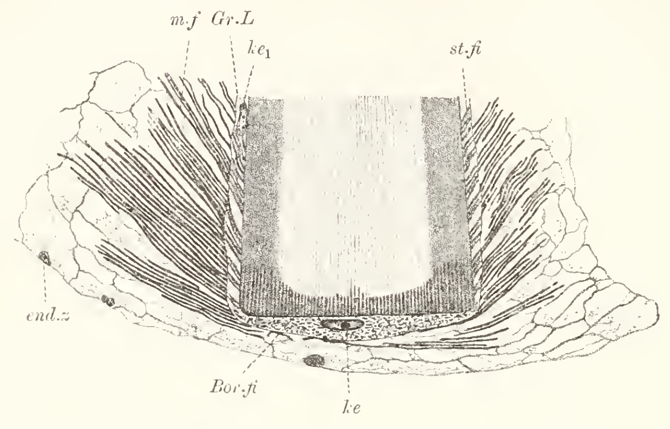


Fig. 357. *Sigalion squamatum*, Kopf einer Stützborste (Acicula). *ke* Kern der Borstenbildungszelle, ke_1 Kern einer Borstenfollikelzelle, *st.fi* Stützfibrillen derselben, *Bor.fi* Borstenfibrillen, *Gr.L* Grenzlamelle, *m.f* Muskelfaser, *end.z* peritoneale Endothelzelle.

zelle mit glatt abgestutzter breiter Fläche aufsitzen. Sie sind von beträchtlicher Grösse und zeigen schon bei schwacher Vergrösserung eine deutliche Längsstreifung. Man erkennt helle und dunkle Längslinien, besonders scharf bei Eisenhämatoxylinfärbung, die axial dicker als peripher sind. Vor allem die hellen Streifen nehmen gegen die Mitte eines Querschnitts hin an Dicke zu. Die dunklen Streifen sind übrigens peripher (Rindenzone) dunkler als im grösseren mittleren Bereich (axiale Zone); ferner erscheinen sie auffällig schwarz an der Borstenbasis und zwar hier über deren ganze Breite hinweg (napfartige Basalzone). An schrägen und queren Schnitten erkennt man leicht, dass in der Basalzone die schwarzen Streifen scharf umgrenzten selbständigen Stäben entsprechen, die von der hellen Substanz wabenartig umscheidet werden. In der Achsenzone jedoch ist die helle Substanz anscheinend in Stäbe zerlegt, die von der dunkleren umscheidet werden. In Wirklichkeit ist, wie genaue Querschnitte lehren, das Verhalten derart, dass auch in der Basalzone helle Stäbe vorhanden sind, die durch schmale etwas dunklere Brücken verbunden werden. Der Kontrast der Brücken zu den Stäben tritt nur nicht scharf hervor, weil die letzteren von geringerer Mächtigkeit als im übrigen Bereiche sind und die schwarzen Stäbe dominieren. Indem die schwarzen Stäbe sich ziemlich plötzlich verschmächtigen und die hellen entsprechend an Dicke zunehmen, ergeben die Brücken mit den ersteren zusammen ein dunkles Netz; auch sind die Brücken selbst etwas

dunkler als basal. Wir sehen in der quergeschnittenen Achsenzone grosse helle runde Flecken umgeben von einem Kranz kleinerer, aber auch runder, dunkler Flecken und dazwischen die etwas weniger dunklen Brücken.

Ein Verständnis des geschilderten Bildes gewinnt man erst beim Studium der Beziehungen zwischen Borste und Bildungszelle. Die Bildungszelle ist plankonvex geformt; die plane Fläche ist die distale, an die Borste grenzende, die konvexe ist die basale, die übrigens von beträchtlichem Umfang ist und auch an der Bildung der Follikelwand teilnimmt, also seitlich den Borstenkopf umgreift. Der Kern ist gross, abgeplattet und ausgesprochen bläschenartig, mit grossem Nucleolus. Er liegt dicht unter dem mittleren Bereiche der Zelloberfläche. Im Sarc erkennt man basal, unter dem Kern, deutlich eine fibrilläre Struktur. Die Fibrillen, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen, verlaufen in der Hauptsache flach gegen die Seiten hin. Der distale Zellteil lässt Fibrillen nur schwer erkennen; doch zeigen günstige Präparate solche in aufsteigender Richtung, die zur Borstenbasis sich begeben und hier direkt in die schwarzen Stäbe übergehen. Die schwarzen Stäbe entsprechen also Cuticularfibrillen, deren Dicke cortikal geringer ist als axial und oberhalb der Basalzone ebenfalls geringer als in letzterer, deren Färbbarkeit gleichfalls Verschiedenheiten aufweist. Die hellen Stäbe und die verbindenden Brücken sind als eine Kittsubstanz aufzufassen.

Das Querschnittsbild der Borste ist ein ungemein anziehendes, weil die hellen und dunklen Flecke nicht regellos, sondern in regelmässigen Liniensystemen, nebeneinander stehen, deren Beschreibung hier zu weit führen würde. Die hellen und dunklen Flecke verlaufen auch bei Heben und Senken des Tubus nicht direkt in die Tiefe, sondern, gemäss den Systemen, in widersprechenden schrägen Richtungen, was sich aus einer Durchflechtung von Fibrillenbündeln ergiebt. Die schräge Verlaufsrichtung ist übrigens so wenig ausgesprochen, dass sie an Längsschnitten leicht übersehen werden kann.

Die übrigen Zellen des Follikels scheinen gleichartige Gebilde zu sein, nur sind sie am Follikelkopfe dicker als weiter distalwärts. Eine Faserung ist überall an ihnen wahrnehmbar. Sie tritt besonders scharf dort hervor, wo die Protraktoren der Borste an der den Follikel einhüllenden dünnen Grenzlamelle inserieren. Hier verlaufen die Fibrillen schräg von der Borste, an der sie (oder vielleicht an einem eigenen cuticularen Häutchen?) einerseits inserieren, zur Basalmembran, an der sie sich andererseits anheften. Zwischen diesen Fasern liegen vereinzelt die Kerne. So erscheinen die Zellen als niedrige Platten mit kurzen schräg durchlaufenden Längsfibrillen.

VIII. Annelida. C. Oligochäta.

Eisenia (Lumbricus) rosea Sav.; ausserdem kommen in Betracht *Eisenia veneta* Rosa und *Lumbricus terrestris* L.

Uebersicht.

Der Querschnitt (Fig. 358) durch die mittlere Körperregion ist dorsoventral leicht abgeplattet und zeigt vier Flächen: eine gleich-

mässig gewölbte Rückenfläche, eine etwa halb so breite ebene Bauchfläche und zwei schräg gegen die Bauchfläche abfallende Seitenflächen. Die vier Ecken des Schnittes sind abgerundet

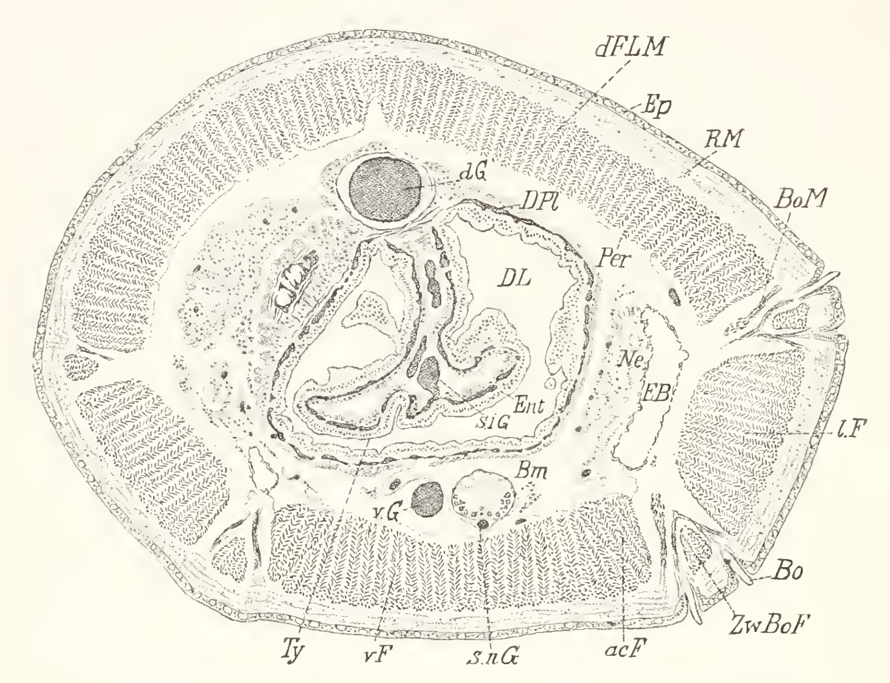


Fig. 358. *Eisenia rosea*, Querschnitt. *Ep* Epiderm, *Bo* Borste, *Bm* Bauchmark. *RM* Ringmuskulatur, *dFLM*, *lF*, *vF*, *acF*, *ZwBoF* dorsales, laterales, ventrales, accessorisches, Zwischenborstenfeld der Längsmuskulatur, *Ent* Enteroderm, *Ty* Typhlosolis, *BoM* Borstenmuskulatur, *Per* Peritoneum, *Ne* Nephridium, *EB* Harnblase, *d.G*, *v.G*, *s.n.G*, *s.i.G* dorsales, ventrales, subneurales, Typhlosolisgefäss. Links ist der Darm schräg getroffen; hier liegt im Cölom die Peritonealfalte des Nephridiums.

und werden durch die vorspringenden segmental verteilten Borsten charakterisiert. Jedes Körpersegment enthält in einer mittleren Ringlinie zwei dorsolaterale und zwei ventrolaterale Borstengruppen, die aus je zwei, auf dem Schnitt nebeneinander, also cirkulär, geordneten Borsten bestehen. Die Borsten springen nur wenig nach aussen vor; sie liegen in den Borstenfollikeln (siehe unten).

Intersegmental ist der Schnitt, entsprechend einer Einschnürung der Körperoberfläche, etwas weniger umfangreich und man trifft hier häufig flächenhafte Anschnitte des Epiderms. Die Verminderung des Umfanges beruht auf Verdünnung der unter dem Epiderm gelegenen Ringmuskulatur. Dorsomedial finden sich an den Segmentgrenzen Poren (Rückenporen), die in die Leibeshöhle führen; ferner liegen an den seitlichen Teilen der Rückenfläche, dicht hinter den Segmentgrenzen, die engen Nephroporen.

Das Epiderm bildet eine gleichmässig dicke, einschichtige Zelllage, die von einer kräftigen Cuticula überkleidet ist. Im Umkreis jeder Borste sinkt es als Borstenfollikel in die Tiefe und verdünnt sich dabei stark; die Borste ist das eigenartige Cuticularprodukt einer grossen am Boden des Follikels (Follikelkopf) gelegenen

Bildungszelle. Im Epiderm nimmt man leicht die reichlich vorhandenen Schleimzellen wahr.

Als epidermale Bildung ist das Bauchmark zu erwähnen, das ventral in der Leibeshöhle, dicht über dem ventralen Längsmuskelfeld, gelegen ist. Sein Querschnitt hat die Form einer kurzen, flach liegenden, Ellipse. Man unterscheidet an ihm im Innern zwei grosse laterale und einen kleinen dorsomedialen Faserstrang. Die Stränge werden von einem lockeren Hüllgewebe umscheidet, in dem Nervenzellen vorkommen. Sie sind segmental besonders reich gehäuft (Ganglion), fehlen aber auch intersegmental nicht völlig, so dass Konnektive nur undeutlich ausgeprägt sind. Dorsal liegen über den Strängen drei Kolossalfasern (sog. Neurochorde), deren mittelste die stärkste ist. Von jedem Ganglion entspringen drei Paare von Seitennerven, die ein wenig schräg absteigend zur Ektopleura hin verlaufen. Die beiden hinteren Nerven jeder Seite beginnen mit gemeinsamer Wurzel. An der Ektopleura angelangt, durchsetzen die Nerven die Bauchfelder der Längsmuskulatur, dort, wo sich von diesen die accessorischen Felder abgrenzen, und verlaufen als Ringnerven zwischen Längs- und Ringmuskulatur zur dorsalen Seite, einen Ast auch ventral medialwärts abgebend. Von ihnen entspringen feine Zweige, die teils zum Epiderm aufsteigen, teils sich zu den Muskelfasern begeben.

Als mesodermale Umhüllung zeigt das Bauchmark eine dünne Grenzlamelle (Neurallamelle) und ausserhalb dieser eine dünne Längsmuskellage, die vom Peritoneum überzogen wird. Im Peritoneum verlaufen drei longitudinale Blutgefässe: das ventromedial gelegene Subneuralgefäss und rechts und links ein kleines Lateralgefäss, die mit ersterem in Verbindung stehen.

Im Centrum liegt das kompliziert geformte Enteroderm des Mitteldarmes. Es bildet eine kreisrunde Röhre, deren dorsale Fläche sich in breiter Falte, die fast bis zur ventralen Fläche reicht und sich **T** förmig ausbreitet, einsenkt (Typhlosolis). Das Enteroderm ist ein hohes, zum Teil wimperndes, Epithel mit reichlich eingelagerten Drüsenzellen. Im Bereich der Disseppimente ist der Umfang des Enterons ein geringerer.

Das Mesoderm bildet den starken Hautmuskelschlauch (Ektopleura), die dünne Entopleura, die Disseppimente, das ventrale Mesenterium, welches als Aufhängeband des Bauchgefässes vom Darm herabhängt, die Nephridien, die Blutgefässe und das verschieden entwickelte Peritoneum, welches eine umfangreiche Leibeshöhle umschliesst und alle Organe, welche in diese eingesenkt sind, also die Nephridien, das Bauchmark und die Hauptgefässe, umkleidet. Die Gonaden sind in der Region des Mitteldarms nicht getroffen und kommen nicht zur Besprechung.

Die Ektopleura zeigt aussen eine Ringmuskellage, welche unter dem Epiderm gleichmässig entwickelt ist und nur von den erwähnten Poren und den Borstenfollikeln durchbrochen wird. In der Umgebung der Follikel finden sich Muskelbündel, die einerseits am Follikelkopf, andererseits an der Grenzlamelle unter dem Epiderm inserieren (Protraktoren und Rotatoren der Borsten), und sich von der Ringmuskulatur ableiten. Die Ringmuskelfasern werden durch ein dichtes feinfaseriges Bindegewebe verbunden. Unter der Ringmuskellage folgt die weit mächtiger entwickelte Längsmuskel-

lage, die sich in acht Felder gliedert. Der Rückenfläche entspricht das umfangreiche Rückenfeld, das medial leicht eingezogen und am Rückenporus direkt unterbrochen ist. Die Längsfasern, welche sich zwischen den Poren ausspannen, sind für die Oeffnung derselben (Dilatatoren) von Wichtigkeit. Sie sind weniger regelmässig angeordnet als die übrigen Rückenfeldmuskeln (siehe unten), aber von diesen nicht scharf gesondert.

Ueber der Bauchfläche liegt das Bauchfeld, von dem sich unscharf zwei seitliche, keilförmig gestaltete, Bezirke (accessorische Felder) abgliedern; an der Grenzfläche beider, die schräg von innen nach dem ventralen äusseren Rand des ventralen Feldes absteigt, verlaufen die vom Bauchmark kommenden Seitennerven, die dann an der Grenze von Ring- und Längsmuskulatur zu den Ringnerven werden. Die Seitenflächen zeigen die Seitenfelder und entsprechend jeder Körperkante die kleinen Zwischenborstenfelder, die in der Region der Borstenpaare zwischen den Follikeln jedes Paares liegen. Bis auf die letztgenannten vier Zwischenborstenfelder sind alle anderen Felder von gleicher Höhe; bei *Eisenia veneta* haben übrigens die Zwischenborstenfelder die gleiche Grösse wie die Seitenfelder und die Borsten stehen demnach nicht gepaart, sondern weit getrennt. Alle Felder zeigen ein charakteristisches Aussehen. Die Muskelfasern sind längs feiner Bindesepten fiederartig aufgereiht; da die zwei Fiederreihen zwischen je zwei Septen am inneren, dem Peritoneum zugewendeten, Ende in einander übergehen, so werden abgeschlossene Kästchen gebildet (Muskelkästchen). Die Muskelkästchen sind als sekundäre Bildungen aufzufassen, die sich phylogenetisch von der echt fiederartigen Anordnung der Längsmuskelfasern bei niederen Oligochäten ableiten. Am Clitellum ist übrigens auch bei *Lumbricus* die Anordnung eine fiederartige.

Am Darm sind eine innere Ring- und äussere Längsmuskellage, beide in schwacher Entwicklung, vorhanden. Die Ringfasern dringen nur zum Teil auch in die Typhlosolis ein, zum Teil aber spannen sie sich in lockerer Anordnung über den Eingang derselben (Muskelgitter). Beide Faserarten liegen in der Typhlosolis nur ventral dicht am Enteroderm, seitlich aber frei im Typhlosolisraum, der durch Bindegewebe stark eingeengt wird.

Die Leibeshöhle (Cölom) wird durch die Disseppimente in segmentale Kammern gegliedert; jedem cirkulären Einschnitt der Körperoberfläche entspricht ein Disseppiment. Als Rest eines dorsalen Mesenteriums ist die äussere Umkleidung des Rückengefässes aufzufassen; ein ventrales Mesenterium hängt vom Darm als dünne Falte herab, ohne das Peritoneum des Bauchmarks zu erreichen, und umschliesst am freien Rande das Bauchgefäss. Die Leibeshöhle wird allseitig vom Cölothel ausgekleidet. Dieses überzieht auch alle Organe, die ins Cölom eingelagert sind. An der Ektopleura bildet es ein zartes Endothel; dasselbe gilt auch betreffs der Gefässe, der Aufhängebänder der Nephridien und des Mesenteriums. An den Nephridien bildet es am dorsalen Ende des Nephridiallappens eine mächtige Falte, die sich bis fast zur dorsalen Medianlinie am Darm emporschiebt, an kontrahierten Tieren sich oft über dieselbe hinweglegt (Lappenfalte). Am auffallendsten markiert sich das Cölothel am Darm und dorsal am Rückengefäss, wo es aus cylindrischen, oft hohen, Zellen besteht, die von gelben Körnern erfüllt sind (Chloragogenzellen).

Im Cölom liegen die Nephridien, welche paarige lange und vielfach gewundene Kanäle vorstellen. Man unterscheidet einen präseptalen Teil, der vom Trichter (Nephrostom) und vom ersten Stück des Anfangskanals gebildet wird. Die Trichter finden sich im hinteren Teil der Segmente jederseits vom Bauchmark und zeigen eine obere grosse und untere kleine Lippe. Der Anfangskanal durchbohrt das Disseppiment und geht über in den postseptalen Teil des Nephridiums, der in Gestalt eines umfangreichen quergestellten Lappens dicht hinter dem Disseppiment an der Ektopleura durch seinen Peritonealüberzug aufgehängt ist. Im Lappen sind drei Kanalschleifen und die Harnblase zu unterscheiden. An letztere schliesst sich der Endkanal an, der an der lateralen Grenzfläche eines ventralen Zwischenborstenfeldes in die Ektopleura eindringt und in der Ringmuskulatur zur Rückenfläche aufsteigt, um hier durch den Nephroporus nach aussen zu münden.

Das Blutgefässsystem zeigt als Hauptgefässe das Rückengefäss, welches dorsal dicht über dem Eingang zur Typhlosolis liegt, und das Bauchgefäss, das im ventralen Mesenterium aufgehängt ist. Als Längsgefässe kommen hinzu die drei Gefässe am Bauchmark (Subneural- und Lateralgefässe; siehe oben). Vom Rückengefäss entspringt in jedem Segmente, dicht vor dem hinteren Disseppiment, ein Paar kräftige Seitengefässe, welche direkt seitwärts in einer Bogenlinie zur Ektopleura verlaufen, diese etwa in mittlerer Höhe erreichen, das Disseppiment durchsetzen und dicht hinter demselben, unter Abgabe eines dorsalen Astes, im Peritoneum ventralwärts ziehen, um in der ventralen Mediallinie in das Subneuralgefäss einzumünden (arterielle ektosomatische Schlinge). Von diesem Ringgefäss aus dringen Aeste in die Ektopleura ein, wo sie sich in Kapillaren auflösen, die bis unter das Epiderm zu verfolgen sind; ein stärkerer Ast geht zum Nephridium, an dem er sich auflöst (Nierenarterie). Das Subneuralgefäss verbindet sich durch Kapillaren mit den Lateralgefässen, welche als Venen anzusehen sind und Aeste längs der hinteren Nervenwurzeln abgeben, welche in eine venöse ektosomatische Schlinge einmünden. Diese entspringt aus den ektosomatischen Kapillaren und verläuft ebenfalls im parietalen Peritoneum, aber in der Segmentmitte. Sie mündet in das Bauchgefäss ein. Noch im parietalen Peritoneum gelegen, wendet sie sich in der Höhe des Bauchgefässes gegen vorn, nimmt dabei eine Nierenvene auf, durchsetzt das Disseppiment und zieht nun direkt medialwärts zum Bauchgefäss. Die Einmündungen dieser venösen Schlinge liegen direkt unter den Einmündungen der arteriellen Schlinge in das Rückengefäss. Vom Bauchgefäss steigen in jedem Segment zwei Venen innerhalb des Mesenteriums zum Darm auf, lösen sich hier in beiderseitige Kapillarnetze auf, aus denen dorsal wieder zwei Paar Gefässe entspringen, die in das Rückengefäss einmünden (doppelte entosomatische Schlinge). Von den Schlingen dringen auch Zweige in die Typhlosolis vor und münden hier in ein Längsgefäss (Typhlosolisgefäss) ein, von dem aus gleichfalls zwei Gefässe in jedem Segment zum Rückengefäss aufsteigen.

Im Rückengefäss, welches das Blut von hinten nach vorn treibt, ist das Blut venös. Durch die arteriellen Schlingen gelangt es in die Haut, wo es sich mit Sauerstoff beladet und Kohlensäure abgiebt. Dieses „arterielle" Blut gelangt durch die venöse Schlinge zum ven-

tralen Gefäss, in welches auch Blut von den Nephridien und vom Bauchmark gelangt: vom ventralen Gefäss wird es dem Darm zugeführt, wo es sich mit Nährstoffen beladet und venös wird. Die Stromrichtung geht im ventralen Gefäss von vorn nach hinten. Wichtig für die Cirkulation sind vor allem die vorn im Körper gelegenen Herzschlingen. Ueber Blutzellen siehe in der speziellen Organbeschreibung.

Innerhalb des Cöloms finden sich in grosser Menge Lymphzellen, die sich in der Leibeshöhlenflüssigkeit (Lymphe) bewegen und auch in die Gewebe eindringen. Durch die Dorsalporen werden sowohl Lymphe, wie auch Lymphzellen, auf Reiz hin ausgestossen. Die morphologische Deutung der Dorsalporen ist völlig problematisch. Ihre physiologische Bedeutung ergiebt sich aus der Entleerung von Leibeshöhlenflüssigkeit bei Gefahr des Austrocknens der Körperoberfläche, ferner in der Ausstossung von Lymphzellen, die sich mit Fremdkörpern beladen haben. Da die Ausstossung auf Reiz hin sehr heftig erfolgt, so könnte sie auch der Verteidigung dienen. Für die ersterwähnte Bedeutung spricht auch der Mangel der Poren bei den aquatilen Oligochäten.

Epiderm.

Das Epiderm ist allseitig gleichartig entwickelt und nimmt nur in den Borstenfollikeln abweichende Beschaffenheit an. Wir betrachten zunächst das Flächenepiderm (Fig. 359). Es besteht aus Deck-

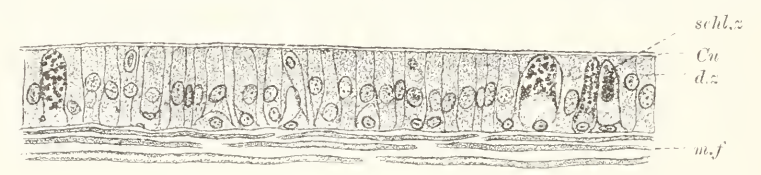


Fig. 359. *Eisenia (Lumbricus) veneta*. Epiderm und Ringmuskelfasern (*m.f*). *Cu* Cuticula, *d.z* Deckzelle, *schl.z* Schleimzelle.

zellen, Schleimzellen und Eiweisszellen, aus Sinneszellen und aus basiepithelial gelegenen Elementen mesodermaler Herkunft (siehe unten weiteres).

Deckzellen. Die Deckzellen (Fig. 360) sind von cylindrischer Form, etwa dreimal so lang als breit, und von mannigfaltigen, durch die Drüsenzellen beeinflussten, bald geraden, bald ausgebauchten, Seitenkonturen. Ihr Sarc ist längsfädig struiert; der ovale Kern liegt in verschiedener Höhe der Zelle, meist mittelständig. Basal sitzen die Zellen breit der Grenzlamelle auf, distal tragen sie eine derbe Cuticula (über diese siehe weiter unten). Zwischen die Deckzellen dringen, besonders deutlich in Umgebung der Endverzweigungen von Muskelfasern, die oft bis fast an die Cuticula, bei Eisenhämatoxylinfärbung, verfolgt werden können, feine lamellenartige Züge von Bindesubstanz von der Grenzlamelle her vor (siehe auch bei Bindegewebe).

Die Gerüststruktur des Sarcs ist besonders unterhalb des Kerns deutlich zu erkennen, da hier die Fäden meist zu Fibrillen verklebt erscheinen. Die Fibrillen färben sich intensiv mit Eisenhämatoxylin und erscheinen glatt begrenzt. Auf Schrägschnitten des Epithels sieht man sie zwischen den dicken Drüsenzellen bündelweis verlaufen; man

erkennt daraus deutlich eine Flügelung der Deckzellen, wie sie durch die anstossenden Elemente bedingt wird. Am Kern werden die Fibrillen undeutlich; sie lösen sich in die einzelnen Fäden auf, die zur Cuticula aufsteigen, aber nur schwierig zu verfolgen sind, da sie sich wenig schwärzen. An den Fäden sitzen feine Körnchen (Desmochondren) an, durch welche, wie es scheint, eine Querverbindung der Fäden bewirkt wird. Auf diese Weise erscheint das distale Sarc von zartwabiger Struktur. Man überzeugt sich aber, dass echte Waben nicht vorhanden sind, vielmehr die hellen Räume untereinander zusammenhängen. Eine äussere Körnerreihe an der Oberfläche der Zellen ist nicht immer festzustellen. Wo sie deutlich ausgeprägt ist, bleibt zwischen ihr und der Cuticula ein schmaler heller Aussensaum, der von den Zellfäden durchsetzt wird. Die Körner sind als Desmochondren zu deuten; Diplochondren wurden jedoch nicht beobachtet. Zwischen den Zellen finden sich distal, entsprechend der äusseren Körnerreihe, schmale, mit Eisenhämatoxylin, oft auch schon durch gewöhnliches Hämatoxylin färbbare Schlussleisten, die meist leicht als Doppelbildungen erkannt werden können. Die beiden Hälften der lamellenartigen Leisten divergieren oft basalwärts. Zwischen den Deckzellen sind Intercellularlücken meist nicht zu unterscheiden; gelegentlich jedoch treten sie, besonders in Umgebung der Drüsenzellen, als ziemlich weite Kanäle deutlich hervor. Diese Lymphkanäle kommunizieren durch die Grenzlamelle hindurch mit den Lymphspalten des Bindegewebes; sie hängen aber auch zusammen mit der Zelllymphe im distalen Sarc der Deckzellen, vor allem mit dem hellen Aussensaume. In den Kanälen liegen basalwärts, über der Grenzlamelle, mannigfaltig geformte Zellen, die früher als Ersatzzellen des Epithels gedeutet wurden, von denen sich aber nachweisen lässt, dass sie der Ringmuskelschicht entstammen (siehe unten).

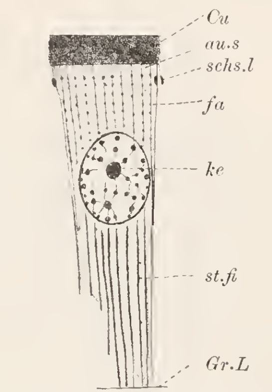


Fig. 360. *Eisenia (Lumbricus) rosea,* Deckzelle. *Cu* Cuticula, *au.s* Aussensaum, *schs.l* Schlussleiste, *fa* Faden, *ke* Kern, *st.fi* Stützfibrille, *Gr.L* Grenzlamelle.

Die Kerne enthalten einen oder zwei Nucleolen und ein wenig dichtes Mitom.

Die Cuticula ist am besten in isoliertem Zustande zu untersuchen. Man lässt Regenwürmer in 30 % Alkohol 6 Tage macerieren, schneidet dann Vorder- und Hinterende ab und kann nun die ganze Cuticula wie einen Handschuhfinger, bei Anwendung einiger Vorsicht, abstreifen (Cerfontaine). Stücke dieser Schläuche werden in Wasser ausgebreitet und untersucht. Als gröbere Strukturen zeigen sich im mittleren Gürtel jedes Segmentes vier Paare schornsteinartiger, offener Aufsätze (Fig. 361), welche die cuticulare Auskleidung der Borstensäckchen vorstellen (siehe bei Borsten). Es sind kurze Cylinder mit basal verdickter, am offenen Ende dagegen zu scharfem ausgefranztem Saume verdünnter, Wand. In der Cuticula tritt eine flächenhafte Faserung sehr prägnant hervor (Fig. 362). Man unterscheidet zwei Fasersysteme, die rechtwinklig zu einander und diagonal (unter 45°) zur Achse des Tieres verlaufen. Die hellen Fasern sind durch zarte dunklere Kitt-

linien von einander geschieden. Nach CERFONTAINE sollen sich beide Fasersysteme durchgreifen, da es unmöglich ist, 2 besondere Schichten der Cuticula zu isolieren. Die einzelnen Fasern sieht man an zerrissenen Cuticulafetzen randständig gelegentlich isoliert hervorragen.

In den Kittlinien, und zwar in Kreuzungsstellen der Linien beider Fasersysteme, finden sich zahlreiche runde winzige Oeffnungen, die den

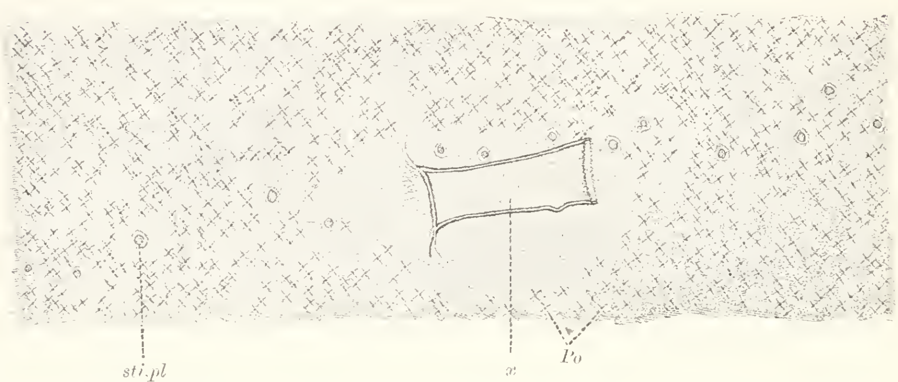


Fig. 361. *Eisenia rosea*, Stück einer abgezogenen Cuticula (der längere Durchmesser entspricht dem Querdurchmesser des Tieres). *Po* Kreuze an Drüsenzellporen, *x* schornsteinartige Einsenkung der Cuticula in einen Borstenfollikel, *sti.pl* Stiftchenplatte.

Poren der Cuticula über den Drüsenzellen entsprechen. In unmittelbarer Nähe der Poren verdickt sich die Kittsubstanz etwas, so dass von jedem Porus vier Kreuzarme auszustrahlen scheinen, die schon bei schwacher Vergrösserung auffallen. Man findet Poren, und dementsprechend auch Kreuze, von verschiedener Grösse. Im unmittelbaren Umkreise der Borsten, sowie längs der Segmentgrenzen fehlen sie, da hier gleichfalls Drüsenzellen fehlen.

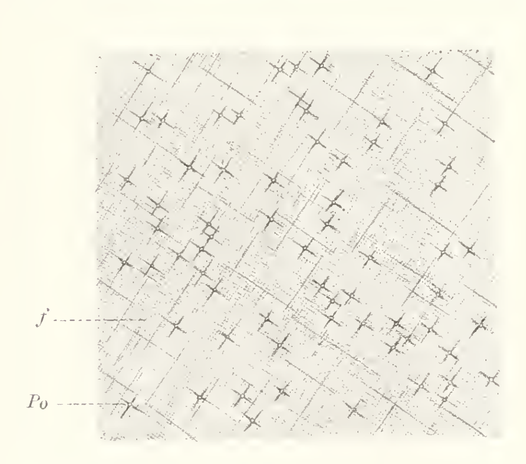


Fig. 362. *Eisenia rosea*, Stück einer abgezogenen Cuticula. *f* Fasern, in zwei Systemen angeordnet; das Helle sind die Fasern, das Dunkle die dünnen Linien einer Kittsubstanz, welche die Fasern verbindet. *Po* Porus über Drüsenzellen; die Kittlinien verbreitern sich gegen den Porus hin und bilden derart ein Kreuz.

Im mittleren Gürtel der Segmente finden sich lose verteilt zwischen den Kreuzen helle, runde, Flecke in der Cuticula, die bei starker Vergrösserung eine etwas abweichende Struktur aufweisen (Fig. 363). Die Kittlinien weichen hier etwas weiter auseinander, was auf einer Abplattung der cuticularen Fasern (Verdünnung der Cuticula) beruht. Aus der gleichen Ursache weichen auch die, be-

nachbart an den hellen Stellen vorbeilaufenden, Fasern letzteren leicht in Bogen aus. In den Kreuzungspunkten der Kittlinien auf den hellen rundlichen Stellen finden sich gleichfalls Poren, ebenfalls mit kreuzartig gestellen Verdickungen der angrenzenden Kittsubstanz, die aber viel feiner und zugleich sehr dicht gestellt sind. Sie entsprechen den feinen Poren über den Sinneszellen der Sinnesknospen, die von den Sinnesstiftchen durchsetzt werden. Man kann daher die hellen Stellen, deren je eine einer Sinnesknospe entspricht, als Stiftchenplatten bezeichnen.

Fig. 363. *Eisenia rosea*, Stück einer abgezogenen Cuticula. *P* Drüsenzellporus, *f* Fasern, *sti.pl* Stiftchenplatte mit feinen Poren für die Sinnesstiftchen.

Auf Querschnitten ist an der Cuticula nichts von der Faserstruktur, selten eine undeutliche Schichtung, zu erkennen.

Schleimzellen. Die reichlich vorhandenen Schleimzellen (Fig. 364) sind je nach dem physiologischen Zustande von schlanker oder plumper Gestalt, im ersteren Falle etwa eiförmig, mit distalem

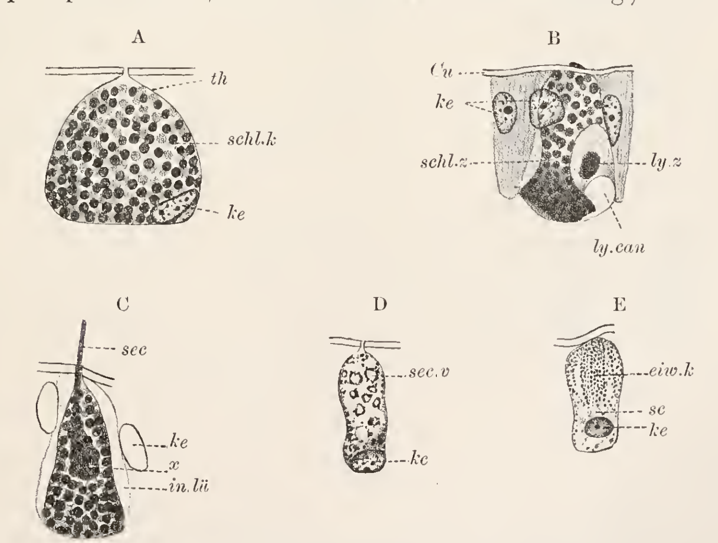


Fig. 364. *Eisenia rosea*, Drüsenzellen. A reife Schleimzelle. *th* Theka, *schl.k* Schleimkörner, *ke* Kern. B und C Schleimzellen in Entleerung begriffen, in situ. *schl.z* Schleimzelle, *ke* Kerne, *Cu* Cuticula, *in.lü* Intercellularlücken, kanälchenartig erweitert (*ly.can*), *ly.z* Lymphzelle, *x* Sekretpfropf, *sec* vorquellendes Sekret. D Schleimzelle entleert, *sec.v* Sekretvakuolen (Sekretreste). E Eiweisszelle, *eiw.k* Eiweisskörner des Sekretbechers, *sc* Sarc des Fusses.

spitzerem Ende, im anderen Falle breit konisch, mit flacher Basis und abgerundetem distalem Ende. Der Kern liegt seitwärts der basalen

Fläche an, von undifferenziertem Sarc umgeben, das auch eine zarte seitliche Wand (Theka) bildet. Je reicher sekreterfüllt die Zelle, um so platter ist der Kern und um so schwieriger der Nachweis indifferenzierten Sarcs. An den nicht völlig reifen Zellen erkennt man auch ein zartes Maschenwerk zwischen den Sekretkörnern, das vom Gerüst gebildet wird.

Die Sekretkörner erfüllen den ganzen Zellleib bis auf die erwähnte, den Kern umgebende, Region. Sie sind an reifen Zellen grösser als an unreifen und zeigen oft eine deutlich längsreihige Anordnung, die durch das Verhalten des nicht genauer zu analysierenden Gerüsts bedingt sein dürfte. Bei der Entleerung quillt das Sekret als dünner Strahl durch einen engen Porus der Cuticula, welcher der unterliegenden Schleimzelle entspricht, nach aussen vor. Man unterscheidet dann gewöhnlich im Zentrum der Zelle eine kompakte pfropfartige Sekretmasse, die durch Verschmelzung von Körnern entstanden ist. Die Zelle schrumpft bei der Ausstossung seitlich zusammen.

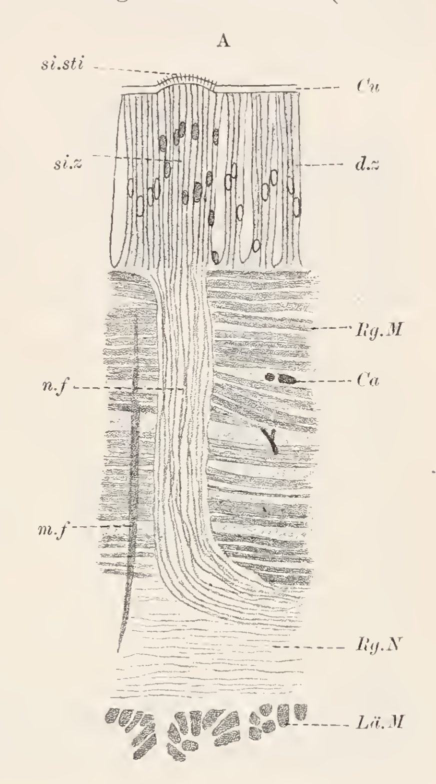
Die Färbung des Sekretes wechselt nach dem Reifezustand. Zunächst färben sich die relativ kleinen Körner (siehe Eiweisszellen) nur schwach, bald aber intensiv blau mit Hämatoxylin und Toluoidin. Im verquollenen Zustande nimmt das Sekret bei Toluoidinfärbung einen rötlichen Ton an. Die Körner erscheinen oft durch Quellung vergrössert und untereinander unregelmässig verklebt; sie zeigen dann eine blaue Rinde und hellen Inhalt; die Rindenzonen vereinigen sich untereinander oft zu einem unregelmässigen blauen Wabenwerke. Die Zelle schwillt dann meist beträchtlich an und zeigt, wenn alles Sekret ausgestossen wurde, ausser der Theka lockere Gerüstfäden, die sich vom ehemalig regelmässig ausgebildeten Maschenwerke ableiten. Zugleich rundet sich der Kern ab und springt, vom Sarc umgeben, zapfenartig in den leeren Zellraum vor.

Von der Theka und von der Basis aus erfüllt sich die nach der Entleerung collabierte Zelle wieder mit Sekretkörnern, wobei sich die basale Sarczone fussartig verdickt. — In der Umgebung der reifenden Schleimzellen sieht man oft besonders deutlich die bereits bei den Deckzellen erwähnten hellen Kanäle, die in die Masse der Drüsenzelle eingesenkt erscheinen und so deren Form stark beeinflussen.

Eiweisszellen. In geringerer Zahl als die Schleimzellen kommen Drüsenzellen vor, welche die Form eines Weinglases mit dickem Stiel besitzen und ein feinkörnigeres Sekret enthalten, dass sich mit Toluoidin grün, mit Eosin rot färbt. Sie sind als Eiweisszellen (Fig. 364) von unbekannter Bedeutung aufzufassen. Je minder reif die Zelle, um so schlanker ist der distale Zellteil, der allein das Sekret, das deutlich in Längsreihen angeordnet ist, enthält (Sekretbecher). Bei völliger Reife kommt die Weinglasform am besten zur Geltung. Der Kern liegt dann minder hoch als sonst, ein wenig unter der mittleren Zellhöhe; immer aber ist der basale Zellteil cylindrisch geformt und derart die Zelle von regenerierenden Schleimzellen, wie auch durch Färbung und Kleinheit der Sekretkörner, gut zu unterscheiden.

Sinneszellen. In bestimmten, die Segmente umgürtenden, Streifen trifft man zwischen den Deckzellen Gruppen von Sinneszellen an, die ihrer Form nach als Sinnesknospen bezeichnet werden. Die mittleren Segmente zeigen 3 solche Ringe, einen vorderen, mittleren und hinteren. Der mittelste enthält die meisten Sinnesknospen, etwa 60 im ganzen Umkreis. Sie sind basal etwas dicker als distal, aus zahlreichen schmalen Zellen bestehend, die einen läng-

lichen Kern in verschiedener Höhe aufweisen. Die Cuticula ist über der Knospe verdünnt und meist etwas vorgewölbt (Stiftchenplatte); sie zeigt sehr feine Poren, durch welche kurze gerade Stiftchen (Sinnesborsten) nach aussen vorragen, von denen je einer zu einer Sinneszelle gehört. Basal ziehen sich die Sinneszellen (Fig. 365 A) in lange feine nervöse Fortsätze aus, die die Grenzlamelle durchsetzen und senkrecht in die Tiefe zum Ringnerv an der Grenze von Ring- und Längsmuskulatur verlaufen. — Nach Hesse finden sich auch gewöhnliche Deckzellen als Stützzellen in der Knospe. Die Knospen werden als Tastorgane gedeutet, sind aber auch für chemische und thermische Reize empfänglich.



Neben den Knospen kommen noch viele einzelne Sinneszellen im Epiderm vor (Fig. 365 B), die aber nur mit der Golgi- und Methylenblaumethode nachweisbar sind. Sie sind zumeist schlank, spindelförmig, mit in verschiedener Höhe gelegenem Kern und geben basal ebenfalls einen sensiblen Axon ab. Oft gehen von ihnen noch dendritisch sich aufzweigende kurze Nebenfortsätze aus, die sich basiepithelial ausbreiten und vielleicht effektorische Latera-

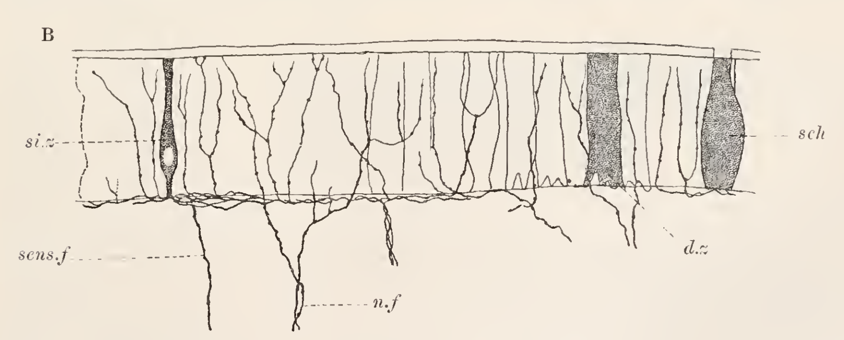


Fig. 365. *Lumbricus*, A Sinnesknospe, nach R. Hesse, B mit Silber imprägnierte Haut, nach G. Retzius. *si.z* Sinneszellen, *si.sti* Sinnesstifte, *d.z* Deckzellen, *schl.z* Schleimzelle, *n.f* Nervenfasern, *Rg.N* Ringnerv, *Rg.*, *Lä.M* Ring-, Längsmuskulatur, *m.f* Muskelfaser, *Ca* Kapillaren, *sens.f* sensible Faser.

len vorstellen, die zu den freien Nervenendigungen (siehe unten) in Beziehung stehen. Es finden sich auch plumpere Zellen, von deren Leib basal eine grössere Menge seitlicher Fortsätze neben dem wohl immer vorhandenen Hauptfortsatz entspringen. Der Hauptfortsat zieht entweder direkt in die Tiefe, zu einem der drei an der Grenze zur

Längsmuskulatur verlaufenden Ringnerven, oder er verläuft zunächst eine Strecke weit basiepithelial, um erst später zu den Ringnerven abzusteigen. — Als zuleitender Fortsatz funktioniert der distale Zellabschnitt; als perceptorischer Apparat der kurze Sinnesstift, der die Cuticula durchsetzt.

Freie Nervenendigungen. Durch Smirnow, Langdon und Retzius sind im Epiderm auch freie Nervenendigungen beschrieben worden. Von den Ringnerven ziehen feine Fasern zum Epiderm, lösen sich basiepithelial zu einem Geflecht auf, von dem freie Fasern mit leichten Anschwellungen (Golgi-Methode), meist unter mehrfacher Aufteilung, zwischen den Epithelzellen emporsteigen und in verschiedener Höhe enden. Manche feinste Ausläufer dringen bis zur Cuticula vor, biegen hier um und enden abwärts steigend. So löst sich jede zum Epiderm führende Nervenfaser in eine Anzahl sogenannter Endbäumchen auf.

Die freien Terminalen dürften wohl zum Teil zu den Drüsenzellen in Beziehung stehen, also effektorischer, spez. sekretorischer, Natur sein und von Zellen des Bauchmarkes ausgehen. Andere sind wohl zweifellos receptorischer Natur und es erscheint möglich, dass diese zu vereinzelten Nervenzellen in Beziehung stehen, welche man im Ringnerven und in dessen Zweigen antrifft. Die Zellen wären dann vergleichbar den von Scoleciden (siehe vor allem Cestoden) und Mollusken (siehe *Helix*) bekannten sensiblen Zellen in peripherer Lage.

Basiepitheliale Zellen. Basiepithelial liegen in nicht unbedeutender Anzahl Zellen in den bereits erwähnten hellen kanalartigen Räumen, deren Form eine mannigfaltige, nicht genauer festzustellende, ist. Meist unterscheidet man nur deutlich den kleinen dunklen Kern, der oft lang ausgezogen und dessen Längsachse tangential gestellt ist. Der Zellkörper erscheint dann gleichfalls gestreckt, in anderen Fällen, wenn auch der Kern abgerundete Form besitzt, ist er plumper, gedrungener gestaltet, immer aber von nur geringem Umfange. Selten rücken die Zellen zwischen den Epithelzellen etwas empor, immer kenntlich an ihrer Kleinheit und dichten Beschaffenheit. An günstigen Präparaten lässt sich feststellen, dass die Zellen mesodermalen Ursprungs (Fig. 366) sind. Sie durchsetzen die Grenzlamelle und liegen dabei nicht selten in Gruppen beisammen. Auch die hellen Kanäle des Epiderms folgen den Zellen durch die Lamelle ins Bindegewebe, mit dessen hellen Lymphräumen sie zusammenhängen. Wir haben die Kanäle jedenfalls als Lymphbahnen, in denen flüssige Nährstoffe zirkulieren, aufzufassen. Die Zellen repräsentieren vielleicht Lymphzellen, zweifellos aber keine Ersatzzellen des Epiderms, als welche sie gewöhnlich gedeutet werden.

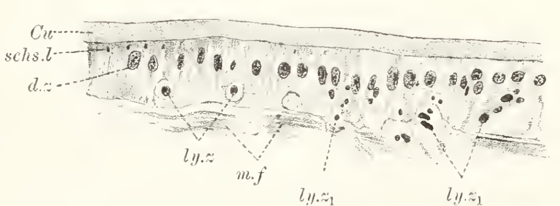


Fig. 366. *Eisenia veneta*, Epiderm, zur Darstellung der Einwanderung von Lymphzellen. *Cu* Cuticula, *schs.l* Schlussleisten, *d.z* Deckzelle, *ly.z* Lymphzellen, $ly.z_1$ desgl., die Grenzlamelle durchsetzend, *m.f* Ringmuskelfasern.

Borsten und Borstenfollikel.

Die Borsten sind, wie bei den Polychäten, die cuticularen Produkte gewisser Epidermzellen, die sich in den Borstensäckchen (Fig. 367) finden. Das Epiderm entbehrt im Umkreis des Follikels der Drüsenzellen; alle Deckzellen sind schlank cylindrisch, sehr regelmässig gestellt. Am Säckchenmunde biegt dies Epithel sehr scharf nach innen um und verliert rasch an Höhe, zunächst seinen Habitus wahrend. Bald zeigt sich eine plötzliche Veränderung der Zellformen und es lassen sich nun zwei Zellarten unterscheiden. Die meisten Zellen bilden eine dünne Membran von undeutlich fädiger Struktur, in der bei den gewöhnlichen Methoden keine Zellgrenzen, sondern nur kleine längliche Kerne, zu erkennen sind. In dieser Membran treten, vor allem bei flächenhafter Betrachtung, verdickte fladenartige Partien hervor, welche einen einzigen grossen rundlichen Kern mit grossem scharf markiertem Nucleolus enthalten. Diese Zellen finden sich besonders am blinden Ende des Follikels (Follikelkopf) und greifen hier in nicht genauer untersuchter Weise über einander über. Es sind Borstenbildungszellen, von denen stets eine am inneren Follikelende der vorhandenen Borste breit ansitzt. Die übrigen grossen Zellen sind Ersatzzellen, die bei Bildung neuer Borsten zur Verwendung kommen.

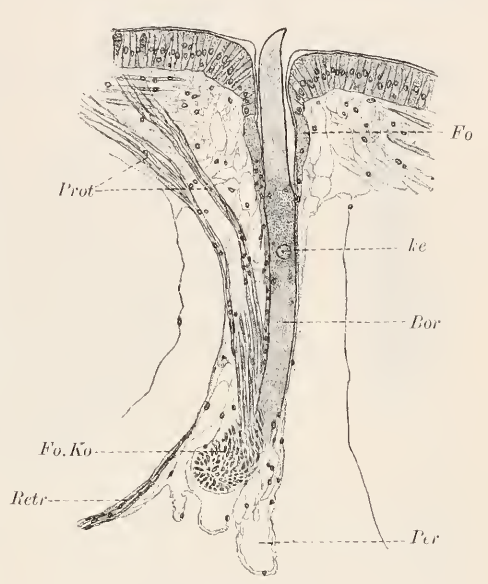


Fig. 367. *Eisenia rosea*, Borste in situ. *Fo* Follikel, *Bor* Borste, *ke* Kern einer grossen, flächenhaft angeschnittenen, Follikelzelle, *Fo.Ko* Follikelkopf mit durchschnittener Muskulatur, *Prot* Protractoren, *Retr* Retractor, *Per* Peritoneum.

Eine echte Cuticula findet sich nur im äusseren Bereich des Säckchens. Am Eingang zum Follikel ist sie verdickt, dann sinkt sie als Cylinder (Schornstein, siehe bei Cuticula) in das Säckchen ein und verstreicht in etwa $^1/_3$ der Follikeltiefe. Die chitinige Borste selbst ist das cuticulare Produkt nur einer, am Follikelkopf gelegenen, Bildungszelle, der sie mit dem leicht verbreiterten konvexen, basalen Ende aufsitzt. Sie ist von zierlicher, leicht geschwungen S-förmiger. Gestalt, im distalen Drittel ein wenig kantig geschwellt und läuft in eine kurze Spitze aus.

Sie besteht aus zarten matt glänzenden Längsfibrillen, die von einer hellen stark glänzenden Kittsubstanz zusammengehalten werden. Es fällt nicht leicht zu entscheiden, was eigentlich als Fibrille und was als Kittsubstanz aufzufassen ist. Doch finden sich an den Präparaten nicht selten feine Spalten in der Borste, die immer den glänzenden Linien, nicht den matteren, dunkleren entsprechen. Siehe auch bei *Sigalion*, wo der Entscheid leichter fällt. Wie es scheint

durchflechten sich die Fibrillen in gesetzmässiger Weise; vor allem spricht die Beschaffenheit der Enden junger Borsten dafür, wo Durchkreuzungen der Fasern unter spitzem Winkel leicht zu erkennen sind. Im allgemeinen ist jedoch die Faserung schwer, schwieriger als bei *Sigalion*, zu verfolgen. Basal stehen die Fibrillen mit dem Gerüst der Bildungszelle in Zusammenhang (siehe diese) und konvergieren leicht an der konvexen Grenzfläche.

Die Bildungszellen (Fig. 368) sind, wie schon erwähnt, ziemlich umfangreich; die jeweilig funktionierende, am Follikelkopf gelegene, hat die Form einer konkav-konvexen Linse und greift seitlich noch über die Borstenbasis empor, sich also auch an der Bildung der seitlichen Follikelwand beteiligend. Der Kern ist gross und abgeplattet; er liegt in der Mitte der Zelle, der Borste dicht an. Die Zelle ist um so dicker, je jünger die Borste ist. Dann besitzt sie über dem Kern einen ziemlich breiten Sarcsaum, der in unmittelbarer Nähe der Borstenbasis von besonders dichter Beschaffenheit ist. Im ganzen Zellleib sind Fibrillen in gedrängter Anordnung vorhanden, die sich leicht mit Eisenhämatoxylin schwärzen. Die Fibrillen verlaufen im basalen Zellteil flächenhaft und scheinen sich zu durchflechten. Neben und über dem Kerne ist ihr Verlauf ein schräg ansteigender, der um so steiler wird, je mehr die Fibrillen sich der Borstenbasis nähern. An günstigen feinen Schnitten lässt sich der Zusammenhang der Zellfibrillen mit den Borstenfibrillen mit Sicherheit feststellen, trotz der sehr dichten Beschaffenheit des distalen Zellbezirks (Uebergangszone). An fertigen Borsten ist oft ein schmaler Spalt zwischen Borstenbasis und Uebergangszone zu erkennen, der als Schrumpfungsprodukt zu deuten ist.

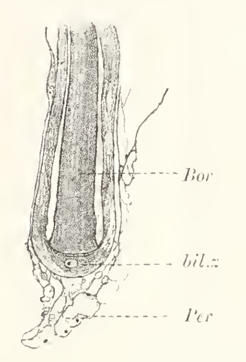


Fig. 368. *Eisenia veneta*, junge Borste (*Bor*). *bil.z* Bildungszelle, *Per* Peritoneum.

Auch in den Ersatzzellen ist eine Faserung mit überraschender Schärfe nachweisbar. Die Fibrillen verlaufen zum grossen Teil parallel zur Längsachse der Borste; dies gilt vor allem für die seitlichen Zellbezirke, während im mittleren Bereiche die Anordnung nicht genauer festzustellen ist. Beziehungen der Fibrillen zur Borstenoberfläche selbst und zur anliegenden zarten Grenzlamelle, sind nicht immer festzustellen (siehe dagegen *Sigalion*). Manche Fibrillen können auf lange Strecken in den Zellen verfolgt werden; sie verlaufen leicht gewunden und zeigen an der Schnittfläche oft umgebogene scharf hervortretende Enden.

Gelegentlich sind ein oder auch zwei kleine Ersatzfollikel vorhanden, in denen neue Borsten angelegt werden. Jede Bildungszelle dürfte nur eine Borste bilden und dann zu Grunde gehen. Die alte Borste fällt entweder nach aussen ab oder in die Leibeshöhle hinein, wo sie von Lymphzellen umgeben wird und, nach Cerfontaine, ans hintere Ende des Tieres gelangt. Der Ersatzfollikel wird nun zum Kopfe des Hauptfollikels, in welchen die neue Borste hineinwächst.

Bauchmark.

Das Bauchmark liegt frei in der Leibeshöhle und wird vom peritonealen Endothel, von einer dünnen Längsmuskellage mit eingebetteten Blutgefässen und von einer zarten Neurallamelle umgeben. Das Mark selbst zeigt dicht nebeneinander die paarigen lateralen Nervenfaserstränge, zwischen welche sich noch ein dünner unpaarer Strang, in dorsomedialer Lage, einkeilt. In den sehr kurzen Konnektiven (Fig. 369) sind die rundlichen Stränge

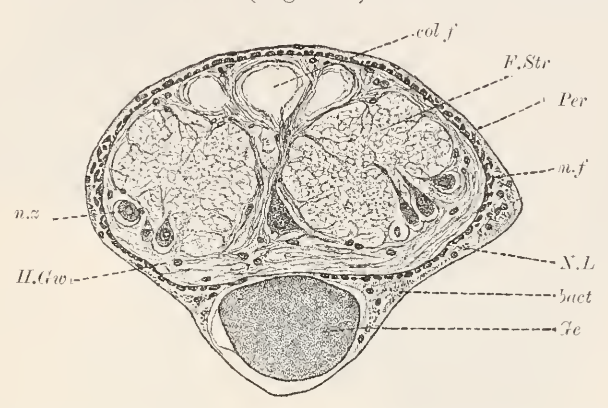


Fig. 369. *Eisenia rosea*, Querschnitt eines Konnektivs. *F.Str* Nervenfaserstrang, *col.f* mittlere Kolossalfaser mit Laterale, *n.z* Nervenzellen, *H.Gw* Hüllgewebe, *N.L* Neurallamelle, *m.f* Muskelfasern, *Per* Peritoneum, *bact* Bacteroiden, *Ge* Subneuralgefäss.

scharf gesondert; in den langgedehnten, wenig dickeren Ganglien, sind sie lokal durch die breiten Kommissuren verbunden und ihre einander zugekehrten Konturen verwischt. Ventral und seitlich liegen ihnen überall Nervenzellen an, die an den Konnektiven nur vereinzelt vorkommen, in den Ganglien (Fig. 370) aber in zwei ventro-medialen und zwei lateralen Gruppen dicht gedrängt sind und ihre dicken Hauptfortsätze bündelweise in die Faserstränge einsenken. Ueber den Fasersträngen liegen drei Kolossalfasern völlig isoliert nebeneinander (sog. Neurochorde). Alle nervöse Substanz ist umscheidet von einem locker-faserigen Gewebe (Hüllgewebe), in welchem auch vereinzelte Blutkapillaren und Lamellen bindiger Substanz liegen. Es füllt den Raum zwischen den Strängen, Zellpacketen und der Neurallamelle vollständig aus. Eine innere Lamelle in Umgebung der Faserstränge fehlt, dagegen sind die Kolossalfasern von zarten durchbrochenen Lamellen von Bindesubstanz eingescheidet. Gliazellen liegen in unmittelbarer Benachbarung der Faserstränge, in diese zum Teil oder auch ganz eingesenkt. Hüllgewebe ist auch in den Fasersträngen entwickelt (siehe unten).

Ueber die Anordnung der Nervenfasern in den Fasersträngen ist im allgemeinen folgendes zu sagen. Jeder Strang zeigt periphere Einkerbungen, die durch eindringende Fortsätze der Nerven- und Gliazellen bedingt sind. Er erscheint hierdurch in unbestimmt umrandete Lappen gegliedert, die aus Querschnitten von Nervenfasern verschiedener Stärke zusammengesetzt werden. Gegen einwärts liegen die Fasern lockerer; es drängt sich zwischen sie immer reichlicher

punktartige und feinfaserige Substanz (sog. Nervenfilz, **Neuropil**, Punktsubstanz), die central in den Strängen fast allein vorhanden ist. Auch peripher fehlen zart faserige und punktförmige Anschnitte nicht,

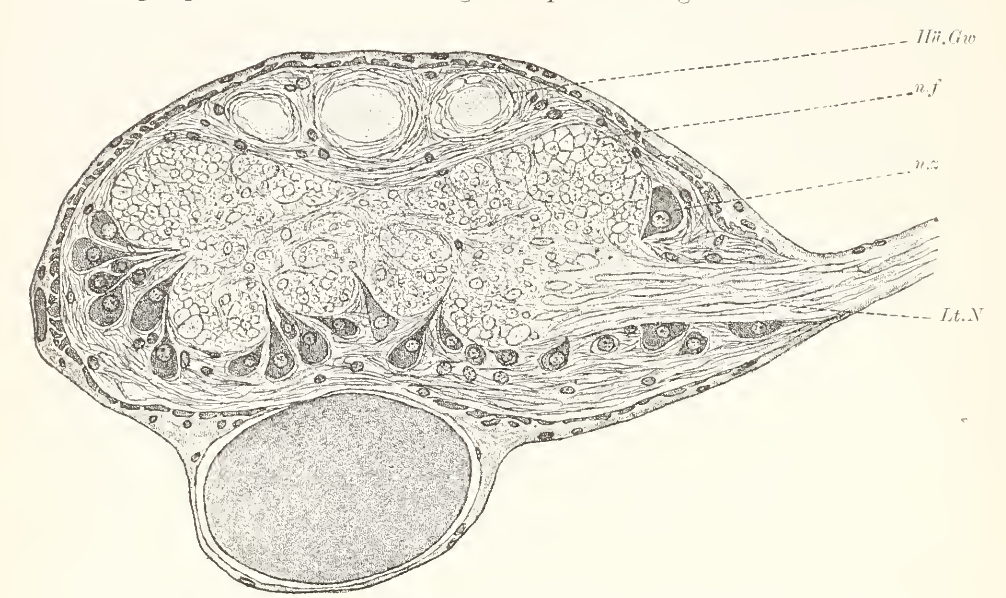


Fig. 370. *Eisenia* (*Lumbricus*) *rosea*, Querschnitt eines Ganglions. *n.z* Nervenzelle, *n.f* Nervenfaser, *Hü.Gw* Hüllgewebe. *Lt.N* Lateralnerv.

sie sind aber hier nicht häufig. Sie bestehen aus dreierlei Elementen, deren Unterscheidung mit den gewöhnlichen Methoden nicht gelingt: aus Lateralen und Terminalen der Nervenfasern, aus verzweigten Nebenfortsätzen der Nervenzellen, aus Gliafasern und aus Fäden und Körnern des Hüllgewebes. Die nervösen Elemente treten bei elektiver Färbung ihrer leitenden Neurofibrillen (siehe unten), besonders wenn quer getroffen, deutlich hervor; die Glia wird durch Eisenhämatoxylin geschwärzt und hebt sich dann scharf ab. Das Hüllgewebe charakterisiert sich durch seine negativen färberischen Eigenschaften. Es ist neben differenzierter Glia vor allem an Stellen, wo es sich dichter zu fein längsfaserigen Strängen zusammendrängt, deutlich zu unterscheiden; im allgemeinen ist es ziemlich reichlich vorhanden.

Die Kolossalfasern sind durch eine besonders dicke, lockere Schicht von Hüllgewebe, vermischt mit Gliafasern, eingehüllt, deren Zwischensubstanz bei Osmiumbehandlung sich schwärzt, daher **Myelin** enthalten dürfte (Friedländer). Als Bildner des Myelins haben wir das Hüllgewebe anzusehen. Von den Kolossalfasern gehen ab und zu Lateralen in die Faserstränge ab, die sich rasch verjüngen und bald verlieren. Gelegentlich nimmt man in den Kolossalfasern schräg durchlaufende Quersepten wahr (siehe Näheres weiter unten). Von Nervenfasern macht sich durch ansehnliche Grösse jederseits ventral noch eine Faser bemerkbar, die, gleich den Kolossalfasern, durch besonders zarte Neurofibrillen ausgezeichnet ist (**grosse ventrale Fasern**). — Unter den Nervenzellen fallen besonders grosse Elemente in ventromedialer Lage zwischen den Fasersträngen auf,

die vereinzelt vorkommen und deutlich multipolar geformt sind. — Quer durch die Faserstränge verlaufende und sich überkreuzende Fasern charakterisieren die Kommissuren; es gelingt nicht selten Axone von der Zelle, an der sie entspringen, bis in die entgegengesetzt liegende Nervenwurzel zu verfolgen. Sonst verlaufen alle grösseren Fasern längs, auch biegen die Hauptfortsätze der Nervenzellen, falls sie nicht das Bauchmark verlassen, rasch in longitudinale Richtung um. Wo Seitennerven entspringen, treten in diese, unter Umbiegung in quere Verlaufsrichtung, zahlreiche Nervenfasern ein. Von aussen gelangen ins Bauchmark die sensiblen Fasern, deren Nachweis am besten mit der Golgimethode geschieht (siehe genaueres über die Faserverläufe weiter unten).

Mesodermaler Ueberzug. Die mesodermale Gewebsschicht, die das Bauchmark umgiebt (Fig. 371), besteht aussen aus flachen peri-

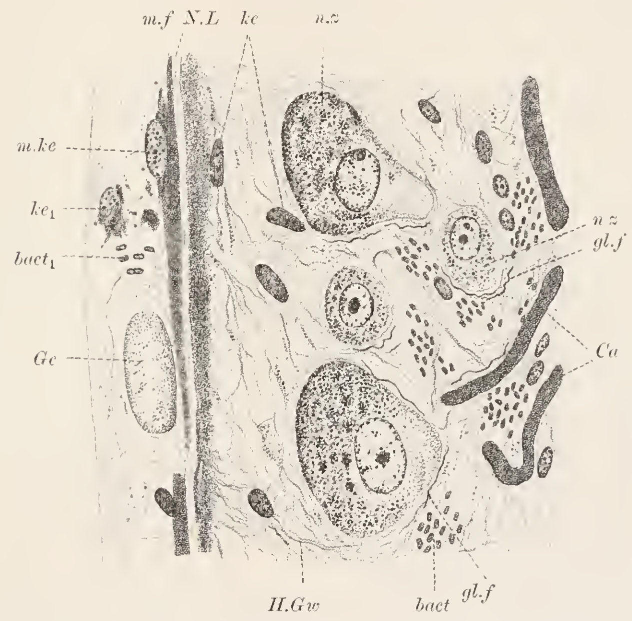


Fig. 371. *Eisenia rosea*, Randpartie eines Bauchmarklängsschnittes. *n.z* Nervenzellen, *gl.f* Gliafasern, *H.Gw* Hüllgewebe, *ke* Kerne desselben, *bact* Bacteroiden desselben, *Ca* Kapillaren, *Ge* Gefäss, *N.L* Neurallamelle, *m.f* Muskelfaser, *m.ke* Muskelkern, ke_1 und $bact_1$ Kern und Bacteroiden von peritonealen Endothelzellen.

tonealen Endothelzellen, deren seitliche Grenzen, wenigstens in der oberflächlichen Zellregion, leicht wahrzunehmen sind. Sie zeigen polygonalen Umriss, wie die Zellen des Peritoneums am Hautmuskelschlauche; die Grenzlinien verlaufen meist gezackt, die Zellen greifen ineinander ein mit ihren seitlichen Flächen. Das Sarc ist peripher dicht und enthält nur wenig eingelagerte Körnchen; es umschliesst hier den dunkel gefärbten, länglichen Kern. Eine fädige Gerüststruktur kommt meist deutlich zur Geltung, besonders im basalen Zellbereich, wo sich die Zellgrenzen verwischen, derart, dass über und in Umgebung der Muskelfasern ein lockeres Fadenwerk, mit hauptsächlich längsgerichteten Fäden, das die Muskelfasern einhüllt, vor-

liegt. In Beziehung zu den Fäden ist vielfach Bindesubstanz entwickelt, die an Präparaten, welche nach der van Gieson-Methode behandelt wurden, als kurze rote Lamellen, Fasern oder unregelmässig geformte Balken, besonders in unmittelbarer Nähe der Muskelfasern, auftritt. Die Endothelzellen enthalten ferner dieselben stäbchenförmigen Bakteroiden, die im Bindegewebe der Ektopleura vorkommen. Durch Lücken der Grenzlamelle, die vereinzelt auf der ventralen Seite festzustellen sind, besteht ein direkter Zusammenhang des Endothels mit dem Hüllgewebe, über welches weiter unten berichtet wird. Durch solche Lücken dringen auch Kapillaren in das Bauchmark ein.

Die Grenzlamelle ist von homogener Beschaffenheit. Man unterscheidet jedoch in ihr auf Querschnitten, in mittlerer Lage, mehr der Innen- als der Aussenfläche genähert, eine Reihe von Punkten eingelagert, die längsverlaufenden Fibrillen entsprechen, welche auf gut geführten Längsschnitten, besonders an der Uebergangsstelle in die Wurzeln, leicht verfolgt werden können. Sie sind nicht elastischer Natur, wie ihr färberisches Verhalten bei Orceïnfärbung erweist.

Hüllgewebe. Die Faserstränge des Bauchmarks sind eingescheidet und auch durchsetzt von einem lockeren Gewebe, das von der Glia scharf zu unterscheiden ist. Wie schon bemerkt, steht es in direkter Verbindung mit dem Peritoneum durch Lücken an der ventralen Fläche der Grenzlamelle. Es wird gebildet von verästelten, lokal körnchenreichen, Zellen, die eine fädige Struktur deutlich erkennen lassen. Das Gewebe charakterisiert sich als Bindegewebe durch die Anwesenheit der Bakteroiden und durch lokale Bildung von lamellösen Zügen von Bindesubstanz, die im Innern des Markes liegen und von ihm umgeben sind. Die Bindesubstanz ist besonders deutlich in Umgebung der Kolossalfasern entwickelt und trennt letztere von den Fasersträngen in Gestalt einer lückigen Lamelle, die mit der Grenzlamelle zusammenhängt. Auch zwischen den Kolossalfasern sind trennende Lamellen in unvollkommener Weise ausgebildet; ferner dringen allenthalben von der Grenzlamelle septenartige Züge von Bindesubstanz, vorwiegend aber von der mittleren ventralen Fläche her, in das Bauchmark ein. Die Faserstränge bleiben von Bindesubstanz ganz frei. Das in der Hauptsache rein zellige Bindegewebe ist als Hüllgewebe zu bezeichnen.

Die Hüllzellen sind am besten peripher zu studieren. Unmittelbar an der Grenzlamelle finden sich körnchenreiche Zellkörper mit länglichen dunklen Kernen, die sich gegen innen hin in ein lockeres Fadenwerk, das unscharf begrenzten Fortsätzen entspricht, auflösen. Nur wenn die Fortsätze reichlich Körnchen (Trophochondren?) enthalten, treten sie deutlicher hervor. Im Umkreis der Nervenzellen erscheint das Gewebe locker, von heller Lymphe reichlich durchtränkt. Es sei übrigens hervorgehoben, dass die Menge des Hüllgewebes bei anderen *Lumbricus*arten spärlicher ist; um eine Verwechslung des Fadenwerks von der Glia auszuschliessen, bedarf es gut gelungener Eisenhämatoxylinschwärzung, welche das Hüllgewebe farblos lässt. Ueberall finden sich verstreut Gruppen von Bakteroiden; sie fehlen auch nicht in unmittelbarer Umgebung der Kolossalfasern, nur in die Faserstränge dringen sie nicht vor. Hier mangelt es indessen nicht an Hüllgewebe. Auf dem Längsschnitt erkennt man zwischen den Nerven- und Gliafasern überall zarte körnige Stränge mit einzelnen länglichen Kernen. Besonders fallen dickere körnig-

faserige Züge ohne Kerne in unmittelbarer Nähe der grossen ventralen Nervenfasern auf, die sie unter vorwiegend einseitiger Entwicklung umgeben und auf ihrem Verlaufe in die Nervenwurzeln begleiten.

Wenn man die Kolossalfasern (Fig. 372) genauer studiert, sieht man in ihrer Umgebung ein loses Fadenwerk in ziemlich dicker, vereinzelte Kerne enthaltender, Schicht, das, wie bereits erwähnt, bei Osmiumkonservierung sich schwärzt, also Myelin enthalten dürfte und deshalb als Myelinscheide bezeichnet werden kann. In die Scheide sind auch Gliafasern eingelagert, die sich im unmittelbaren Umkreis der Kolossalfasern regelmässig verteilen (siehe unten). Die Fäden des Hüllgewebes treten an die Oberfläche der Fasern heran und sind hier, jedenfalls unter Entwicklung einer zarten Grundsubstanz, zu einer dünnen Innenscheide verbunden. Von der Innenscheide dringen feine Längssepten in die Kolossalfasern ein; jedem Septum entspricht eine peripher an der Innenscheide longitudinal verlaufende Gliafaser. Die Septen enden in einiger Entfernung im Faserinnern; sie sind von der Glia wohl zu unterscheiden. Die in der Myelinscheide vorhandenen Kerne können ihr unmittelbar anliegen. Auch die bereits erwähnten Schrägsepten, welche die

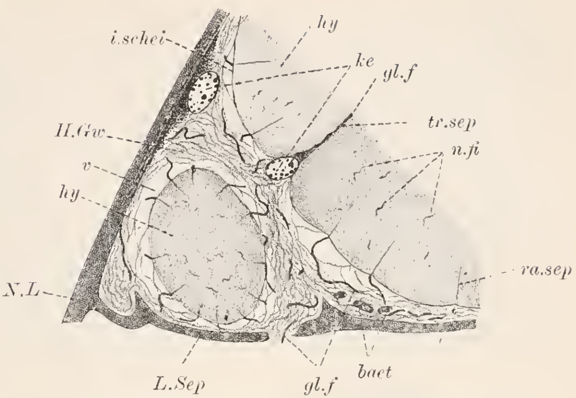


Fig. 372. *Eisenia rosea*, Kolossalfasern des Bauchmarks und Umgebung; die grösste, mittlere Faser nur zum Teil. *hy* Hyalom (Perifibrillärsubstanz), *n.fi* Neurofibrillen, *H.Gw* Hüllgewebe, *ra.sep* und *tr.sep* vom Hüllgewebe gebildete Radial- und Transversalsepten, *gl.f* Gliafasern, *v* Lücke, *ke* Hüllgewebskerne, *bact* Bacteroiden, *N.L* Neurallamelle und Septen derselben (*L.Sep*), *i.schei* Innenscheide.

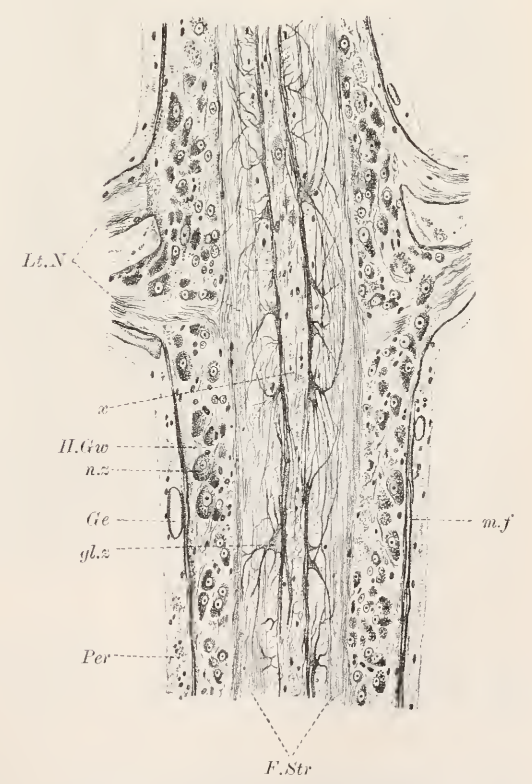


Fig. 373. *Eisenia rosea*, Längsschnitt des Bauchmarks. *Lt.N* doppelte hintere Lateralnerven, *F.Str* Faserstränge, *x* Hüllgewebe zwischen denselben, *H.Gw* Hüllgewebe in Umgebung der Nervenzellen (*n.z*), *gl.z* Gliazelle, *Per* Peritoneum mit Muskelfasern (*f*) und Gefässen (*Ge*).

Kolossalfasern von Stelle zu Stelle durchsetzen, werden vom Hüllgewebe gebildet, und gar nicht selten springt ein Kern in ein Septum vor oder ist direkt in ein solches eingebettet. Auch Gliafasern verlaufen im Septum, das im übrigen von den Neurofibrillen durchsetzt wird.

Auch an den grossen ventralen Nervenfasern sind Innenscheiden nachweisbar und kommen wahrscheinlich allen Nervenfasern zu. Die geschilderten Beobachtungen lehren, dass sie Bildungen des Hüllgewebes sind, nicht etwa von den Nervenfasern selbst, oder von der Glia, gebildet werden. Sie sind den Innenscheiden des Arthropodenhüllgewebes (siehe bei *Astacus* und *Periplaneta*) zu vergleichen.

Gliazellen. Die Gliazellen sind ungemein charakteristisch gebaute Zellen, die sich von den Hüll- und Nervenzellen auffallend unterscheiden. Sie liegen (Fig. 373) in unmittelbarer Umgebung der Faser-

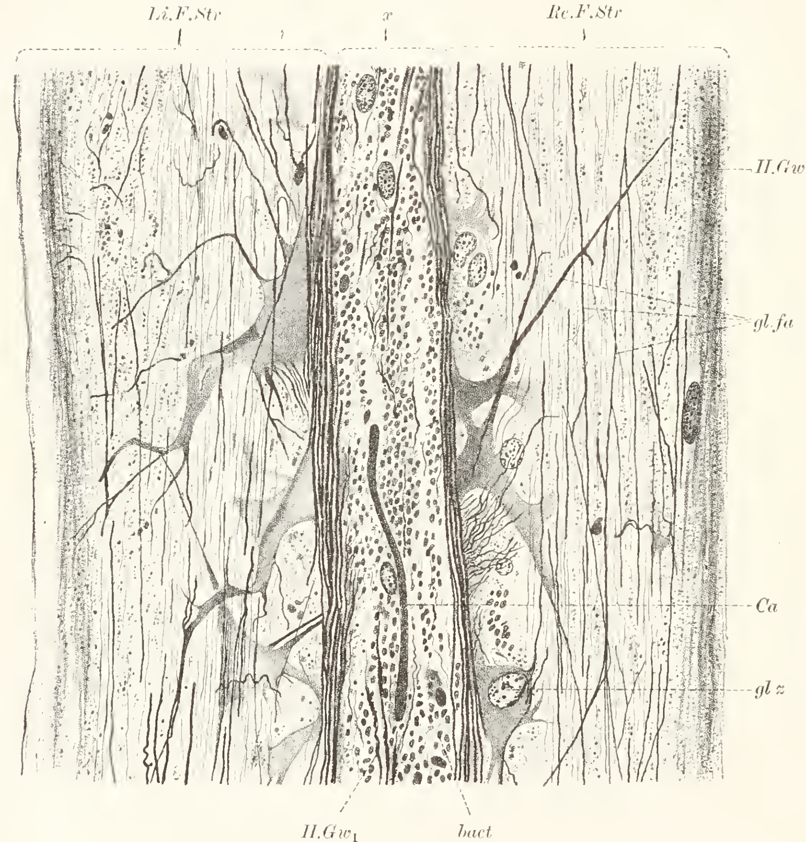


Fig. 374. *Eisenia rosea*, Bauchmark, Stück von Fig. 373 stärker vergrössert. *Li.* und *Re.F.Str* linker und rechter Faserstrang, *x* Hüllgewebe dazwischen, bei $H.Gw_1$ körniger Strang desselben, *H.Gw* Hüllgewebsstrang in Begleitung der grossen ventralen Nervenfaser (siehe diese links), *gl.z* Gliazelle, *gl.f* Gliafaser, *Ca* Kapillare, *bact* Bacteroiden.

stränge, vornehmlich an der medialen, dorsalen und lateralen Seite, seltener ventral; im Innern der Stränge scheinen sie so gut wie ganz zu fehlen; hier sind nur ihre Ausläufer, die Gliafasern, vorhanden. Es ist nicht leicht sich eine genaue Vorstellung von der Form (Fig. 374)

der einzelnen Zellen zu machen, weil diese trotz bezeichnender Charaktere variiert und der Kern durch die intensive Schwärzung des Zellleibs bei Anwendung der Eisenhämatoxylinmethode, die zur Darstellung der Fortsätze unbedingt erforderlich ist, oft verdeckt wird. Instruktiv erweisen sich frontale Längsschnitte, die im allgemeinen folgendes Bild ergeben.

Im Umkreis eines dunklen Kernes von rundlicher, länglicher oder auch abgerundet-eckiger Form, liegt ein Mantel feiner Fibrillen (Fig. 375), die, zu breiten Fasern vereinigt, zum Teil in den benachbarten Faserstrang ausstrahlen und sich hier nach allen Richtungen hin verzweigen, zum Teil auch den Strang aussen in der Längsrichtung begleiten. Die Verzweigung scheint vorwiegend in der Nähe des Zellkörpers stattzufinden; die derart entstandenen Zweigfasern zeigen nur geringe Neigung zur Verästelung. Es sind gleichmässig dicke, scharf konturierte homogene Fasern von gestrecktem oder geschlängeltem Verlaufe. Sie gleichen Drähten an Aussehen; wo eine Faser durchschnitten ist, krümmt sie sich gewöhnlich hakig um. Die Fasern verlaufen zum grössten Teil parallel zu den Nervenfasern; viele dringen aber auch in das äussere Hüllgewebe ein und sind in Umgebung der Nervenzellen als nach den verschiedensten Richtungen verlaufende, scharf sich markierende, gewundene Linien reichlich anzutreffen. Sie können auch bis zur Lamelle verfolgt werden, wo sie zum Teil wohl enden, zum Teil aber auch in tangentialen Verlauf umbiegen. So dicht auch allerorts die Gliafasern gehäuft sind, so erscheinen sie doch nur als Einlagerungen im Hüllgewebe.

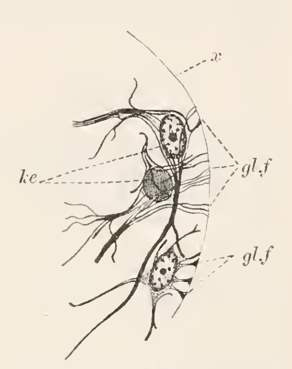


Fig. 375. *Eisenia (Lumbricus) rosea,* Gliazellen des Bauchmarks. *ke* Kerne, *gl.f* Gliafasern, *x* Grenzlinie eines Nervenfaserstrangs und des Nervenzellbelags.

Charakteristisch für die Gliafasern ist bandartige Abplattung, die besonders an den dicken, vom Zellkörper entspringenden, Fortsätzen zur Beobachtung kommt. Manche Stellen sind schwimmhautartig ausgebildet. Die feinsten nachweisbaren Fasern sind jedoch immer drahtrund, so dass wir uns die Bänder als durch Verklebung mehrerer Fibrillen entstanden denken dürfen. Manchmal ist auch eine Längsstreifung an ihnen deutlich wahrzunehmen.

Auf Querschnitten erscheinen die Zellkörper von gedrungener Gestalt, meist wie flache oder spitze Keile sich zwischen die äusseren Nervenfaserbündel eindrängend. In unmittelbarer Umgebung des Kerns, der einen kleinen Nucleolus zeigt, liegt der dichte Gliamantel, der von Fibrillen gebildet wird, welche aus den Fasern ausstrahlen, um in andere wieder einzustrahlen.

In den Myelinscheiden der Kolossalfasern verlaufen reichlich Gliafasern, von denen eine Anzahl in regelmässiger Anordnung und in longitudinalem Verlaufe der Innenscheide der Nerverfaser, entsprechend den erwähnten feinen Längssepten, innig anliegt.

Die Gliafasern dringen auch in die Seitennerven ein und sind in allen Nerven des Tieres nachweisbar. Sie begleiten die Nervenfasern in leicht gewelltem longitudinalem Verlaufe. Auch Gliazellen von gestreckter spindelförmiger Gestalt sind in die Nerven eingebettet.

Nervenzellen. Die Nervenzellen sind kolbig geformte Zellen, von verschiedener, gelegentlich ansehnlicher. Grösse, mit stets mehreren Fortsätzen (APATHY), unter denen gewöhnlich nur ein einziger, der Axon, deutlich in Verlängerung des Kolbenendes hervortritt. Wenn die Dendriten stark entwickelt sind, zeigt der Zellkörper unregelmässig polygonale Form. Es gilt dies besonders für einzelne grosse Zellen, die sich medioventral zwischen den Strängen finden. Der Kern liegt mittelständig, ein wenig gegen den Hauptfortsatz hin verschoben; er ist kuglig oder oval, bläschenartig und mit einem, selten zwei, Nucleolen und einem lockeren Nucleomitom ausgestattet. Das Sarc färbt sich meist intensiv und ist dann dicht erfüllt von Körnchen, zwischen denen oft helle Räume bleiben. Manchmal erscheint die Zelle von Vakuolen durchsetzt, die sich als Anschnitte heller Kanälchen bei näherer Prüfung ergeben. Gelegentlich sieht man Verbindungen der Kanälchen mit den benachbarten Lymphspalten des Hüllgewebes. Fig. 376 zeigt ein stark entwickeltes Kanälchen, das eine zarte Granulierung enthält. Im Umkreis des Kerns kann eine Zone von Körnchen frei bleiben; das gleiche gilt für die verschmälerte Zellpartie, die sich in den Hauptfortsatz auszieht. Während die Nebenfortsätze hinsichtlich der Sarcbeschaffenheit ganz dem Zellkörper gleichen, ist das Axonsarc körnchenfrei, nur eine äusserst zarte Granulation lässt sich, besonders in den starken Nerverfasern, nachweisen. Alle Körner liegen in einer klaren Zwischensubstanz, die ausserdem die Neurofibrillen, das leitende Element, enthält. Ein Ursprungskegel des Axons ist selten scharf ausgebildet. Centrosomen wurden in Nervenzellen des Gehirns beobachtet (JOSEPH).

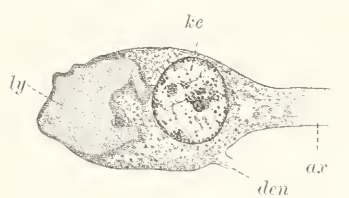


Fig. 376. *Eisenia (Lumbricus) rosea*, Nervenzelle aus Bauchmark. *ke* Kern, *ax* Axon, *den* Dendrit, *ly* Saft-(Lymph-)kanälchen.

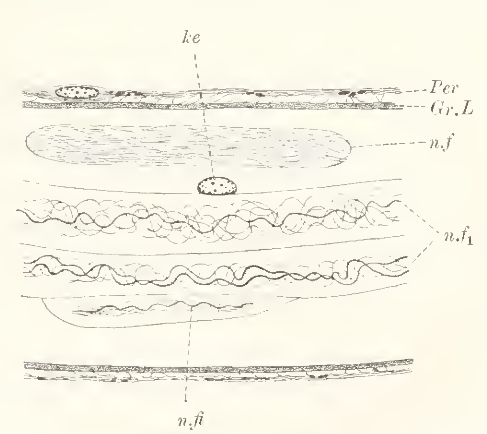


Fig. 377. *Lumbricus terrestris*, Nervenwurzel längs geschnitten. *n.fi* Neurofibrille, *n.f* Faser mit gleichmässig zarten Neurofibrillen, $n.f_1$ desgl. mit einzelnen starken Fibrillen, *ke* Kern der Scheide, *Per* Peritoneum, *Gr.L* Grenzlamelle.

Während der helle Hauptfortsatz oft auf weite Strecken, zo s. B. durch die Kommissuren hindurch bis in die entgegengesetzt abgehende Nervenwurzel, verfolgt werden kann, dabei gleichen Durchmesser und Beschaffenheit wahrt, werden die Nebenfortsätze rasch undeutlich, da sie sich im Neuropil aufzweigen. Die Körnchen verlieren sich dementsprechend rasch in ihnen. Die Neurofibrillen sind am besten in den hellen Axonen (Fig. 377) zu beobachten. Sie finden sich hier wohl nie in der Einzahl, stets liegen einige oder viele neben-

einander. Oft erkennt man eine stärkere Fibrille, die von einer oder mehreren schwächeren begleitet wird; oder es finden sich nur viele zarte Fibrillen vor. Alle grenzen sich bei gut gelungener Vergoldung oder Hämatoxylinfärbung scharf von einander ab, sind von drehrunder völlig glatter Form und verändern ihren Durchmesser nur, wenn andere Fibrillen sich an sie anlegen oder von ihnen abgehen. Auch in den dickeren Fibrillen sind die feineren Elemente als völlig selbständig zu denken. — In gestreckten Nervenfasern verlaufen sie gerade; fast immer sieht man sie aber in spirale Windungen gelegt, infolge von Verkürzungen der Nervenfasern bei der Konservierung. Die sie umgebende sog. Perifibrillärsubstanz ist flüssig; sie besteht, wie schon bemerkt, aus hyaliner Zwischensubstanz mit eingelagerten feinsten Granulationen. Vor dem Eintritt in die Nervenzelle lösen sich die stärkeren Fibrillen in ihre feineren Elemente auf und bilden ein lockeres Geflecht, das den Kern umspinnt (Zellgitter, Apathy). An Hämatoxylinpräparaten wird das Gitter durch die gefärbten Körner des Sarcs meist verdeckt und nur einzelne Windungen der Fibrillen treten hier und da hervor; dagegen lässt es sich an Goldpräparaten (Apathy) gut studieren. Es repräsentiert eine Verbindung aller in die Nervenzelle, auch von den Nebenfortsätzen her, eintretenden Neurofibrillen, eine Umschaltevorrichtung, welche die Zelle als Centrum der Fibrillenleitung auffassen lässt.

Man bezeichnet die einzelnen Fibrillen, wie sie sich in den Fortsätzen und Zellen zeigen, ohne Rücksicht auf ihre Dicke, als Neurofibrillen. Die dickeren Elemente lösen sich beim Eintritt in die Zelle und bei Verzweigungen in dünnere Elemente auf, deren letzte, nicht mehr teilbare, Einheiten Elementarfibrillen heissen. Die Fibrillen repräsentieren das eigentlich Leitende, das in allen Zellen gleich beschaffen ist; nur die Anordnung der Elementarfibrillen unterscheidet sich in den verschiedenen Zellen. So sind bei *Lumbricus* (und *Hirudo*) dicke Fibrillen in den motorischen Fasern vorhanden, während die sensiblen Fasern, welche von der Peripherie her zum Bauchmark verlaufen, nur eine Anzahl sehr feiner Fibrillen enthalten (Apathy). Indessen dürften, wie bei den Crustaceen (Bethe), die Verhältnisse auch gelegentlich umgekehrt liegen und daher die Dicke und Zahl der Fibrillen nur einen unsicheren Anhaltspunkt für die Deutung einer Nervenfaser, ob motorisch oder sensibel, bieten. Zarte Fibrillen kommen in den Kolossalfasern und in den zwei grossen ventralen Fasern vor. Speziell von den Kolossalfasern ist das Verhalten der Fibrillen genauer bekannt (Apathy). Man sieht ein medial verlaufendes dichtes Bündel, in dem eine oder mehrere mässig dünne und mehrere äusserst feine Fibrillen zu unterscheiden sind. Von diesem medialen Bündel aus, neben dem noch vereinzelt freie Fibrillen vorkommen, gehen Fibrillen durch die oben erwähnten Fortsätze, aber auch direkt durch die Myelinscheide hindurch, nach aussen und verlieren sich im Neuropil.

Entsprechend dem Verlauf ihrer Axone lassen sich im Bauchmark zwei Arten von Nervenzellen unterscheiden: 1. motorische Zellen, deren Hauptfortsatz durch eine Nervenwurzel desselben oder eines benachbarten Ganglions, derselben oder der entgegengesetzten Seite, nach aussen zur Muskulatur zieht, um hier, sich aufzweigend, zu enden; 2. Schaltzellen, deren Hauptfortsatz im Bauchmark verbleibt und sich hier aufzweigt. Ausserdem dürften noch Zellen vor-

kommen, deren Axon zum Epiderm verläuft und hier zu den Drüsenzellen in Beziehung tritt (secretorische Zellen). In allen Fasern finden sich einzelne Neurofibrillen, die nicht in das Zellgitter eintreten, sondern nur den Fortsätzen zukommen. So kann nach Apathy eine Neurofibrille durch eine Laterale des Hauptfortsatzes in diesen eintreten und direkt zur Muskulatur verlaufen, oder sie verlässt durch eine andere Laterale den Hauptfortsatz wieder. Da sämtliche dem Bauchmark angehörige Verzweigungen der Fasern im Neuropil nicht enden (Apathy), vielmehr ihre Neurofibrillen in Verzweigungen anderer Fasern weiter zu verfolgen sind, so ergiebt sich ein direkter Zusammenhang aller Nervenzellen im sog. Elementargitter. Im Elementargitter können Neurofibrillen aus Verzweigungen verschiedener Art direkt in motorische Fasern eintreten und zur Muskulatur sich begeben, ohne erst das Zellgitter der betreffenden motorischen Zelle zu durchlaufen.

Der Fibrillenaustausch der verschiedenen Nervenzellen im Elementargitter ist ein lokalisierter (Bethe), kein diffuser, wie Apathy annahm. Jede Zelle hat einen bestimmten Verzweigungsbereich, der sie in Verbindung nur mit ganz bestimmten anderen Zellen bringt. So erscheint jede Zelle mitsamt dem Komplex ihrer Verzweigungen als Einheit, wenn auch die Elementarfibrillen direkt aus einer Zelle in die andere übergehen.

Die Verzweigungsgebiete der einzelnen Zellen sind am besten mit der Golgi- oder Methylenblaumethode zu übersehen. Da aber beide Methoden die Perifibrillärsubstanz imprägnieren und färben, und diese an den feinsten Verzweigungen zu fehlen scheint (Apathy), enden die auf diese Weise sichtbar gemachten Ausläufer blind und das Elementargitter kommt, wenigstens was die Zusammenhänge anlangt, nicht zur Anschauung. Eine Uebersicht über die verschiedenen nervösen Elemente des Bauchmarks giebt Fig. 378. Durch die Nervenwurzeln treten Bündel feiner sensibler Fasern ein, deren jede sich **T**-förmig aufteilt und den einen Ast nach vorn, den anderen nach rückwärts sendet, wo sie im Neuropil des betreffenden oder eines benachbarten Ganglions enden. Auf ihrem Verlaufe geben sie wenige kurze unverzweigte Lateralen ab; auch die Terminalen sind nicht reich ausgebildet. Dagegen sind die Lateralen und Terminalen der zu den Schaltzellen gehörigen Axone, vor allem aber die Dendriten, reich verzweigt.

In Fig. 379 sind die Beziehungen des Bauchmarks zur Peripherie übersichtlich dargestellt.

Enteroderm.

Das Enteroderm wird von zwei Zellarten gebildet, von Nährzellen und Drüsenzellen, welch letztere als Eiweisszellen zu deuten sind. Ausserdem kommen eingewanderte mesodermale Elemente (Lymphzellen) vor, die zum Teil mit Exkretstoffen beladen sind, welche in das Darmlumen entleert werden.

Nährzellen. Die Nährzellen (Fig. 380) sind schlanke cylindrische Gebilde, die an der ventralen Darmseite die geringste Länge besitzen, im übrigen Bereiche dagegen derart in der Länge variieren, dass schmale Falten entstehen, die an der eigentlichen Darmwand longitudinal, an der Typhlosolis fast cirkulär oder weniger regelmässig gestellt sind. In der Mitte der Falten, deren Kontur eine rundlich

gekantete ist, sind die Zellen etwa ums Doppelte länger als am Boden der engen Furchen. Die seitlichen Faltenzellen sind mit ihrem distalen Ende gegen die Furchen hin gekrümmt. Immer ist die distale End-

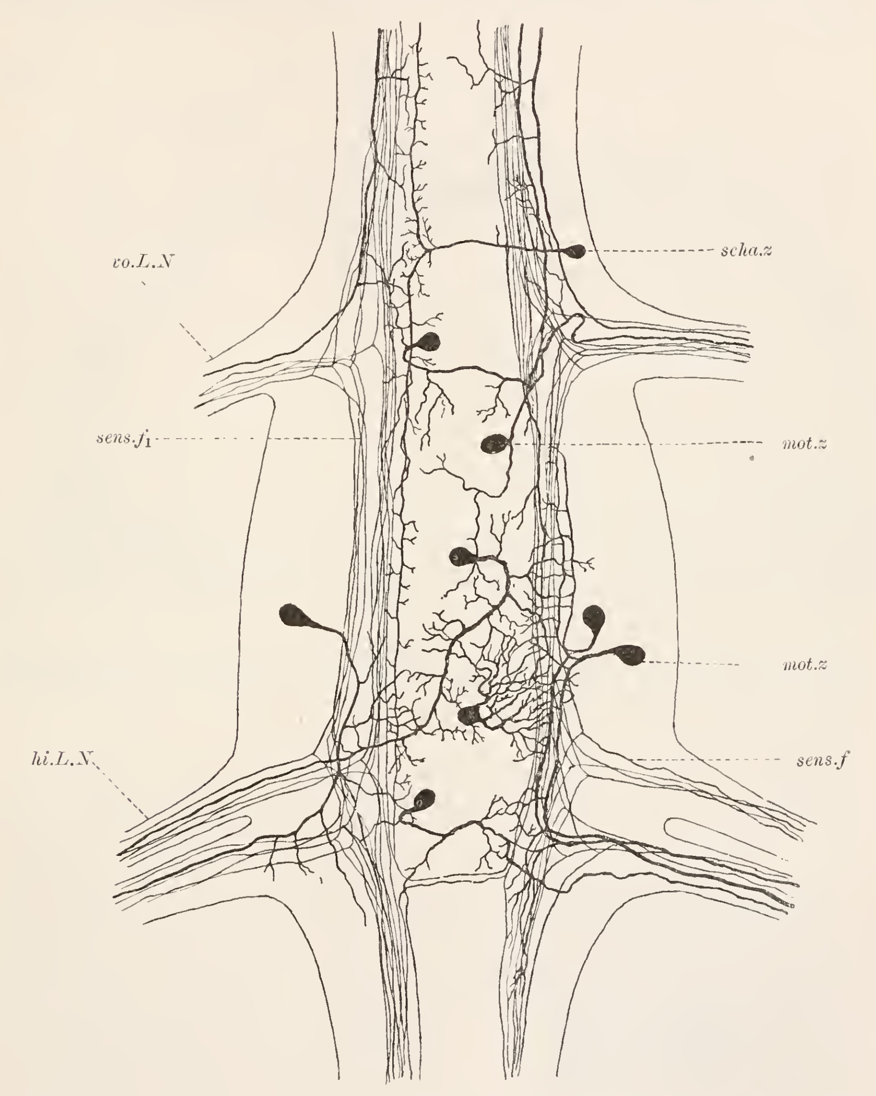


Fig. 378. *Lumbricus sp.*, Bauchmarksganglion, mit der GOLGI-Methode behandelt. *mot.z* motorische Zellen, *scha.z* Schaltzelle, *sens.f* sensible Faser, *sens.f_1* desgl., nach der T förmigen Teilung, *vo.* und *hi.L.N* vordere und hintere Lateralnerven. Nach G. RETZIUS.

fläche der Zellen von gleicher Breite; die Dicke der Zelle schwankt, je nach dem Füllungszustande der Eiweisszellen oder auch der Nährzellen selbst, derart dass entweder unter der Endfläche eine starke Verschmälerung vorliegt, oder die Zelle fast rein cylindrische Gestalt aufweist. Die Zellen der eigentlichen Darmwand sind, wie es scheint, immer bewimpert; an der Typhlosolis werden Wimpern oft vermisst.

Der Kern liegt in mittlerer Zellhöhe, ist oval oder gestreckt, reich an Nucleom und lässt einen kleinen Nucleolus unterscheiden.

Das Sarc ist deutlich längsfädig struiert. Basal erscheinen die Fäden gewöhnlich glatt begrenzt und schwärzen sich leicht, im übrigen

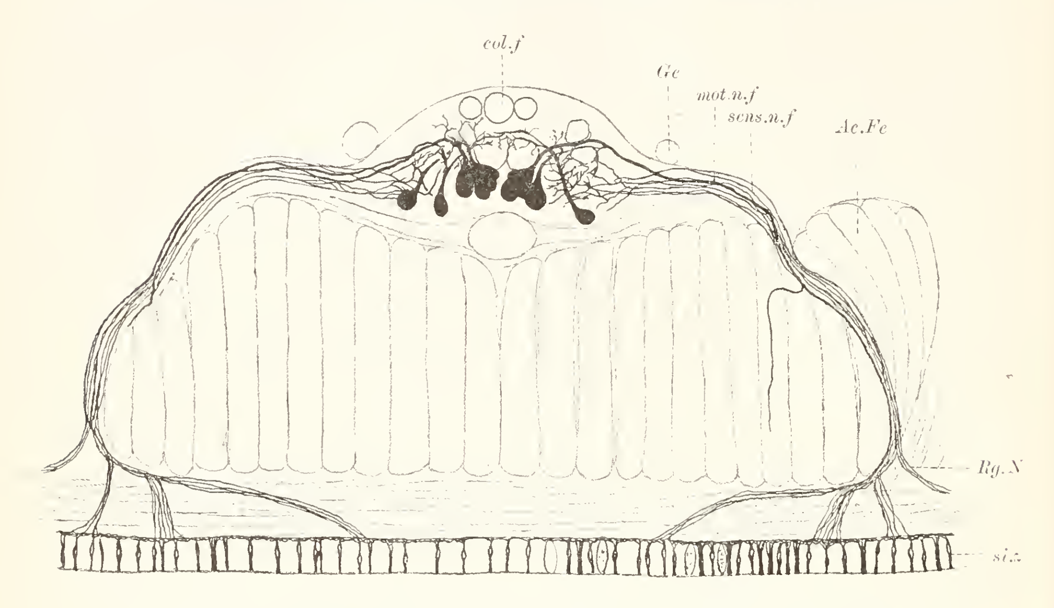


Fig. 379. *Lumbricus sp.*, ventrales Ektosoma, mit Silber imprägniert nach G. Retzius *si.z* Sinneszellen und zugehörige sensible Fasern (*sens.n.f*), *Rg.N* Ringnerv, *mot.n.f* motorische Nervenfaser, *Gc* Gefäss, *col.f* sensorische Kolossalfaser, *Ac.Fe* accessorisches Längsmuskelfeld.

grösseren Zellbereich treten sie zwar auch deutlich hervor, sind aber gewöhnlich hell und mit schwärzbaren Körnchen (Desmochondren) besetzt. Distal trägt jeder Faden ein deutliches, länglich geformtes, Basalkorn (Blepharochonder) und setzt sich direkt in eine Wimper fort. In kurzer Entfernung liegen einwärts von den Basalkörnern kleinere Körner, die vielleicht die ersteren zu Diplochondren ergänzen; zwischen beiden Reihen befindet sich ein bald heller, bald dunkler, Innensaum. An den Wimpern sind Fussstücke zu unterscheiden, die die Höhe des Innensaumes fast um das Doppelte übertreffen. Ein Endbulbus der Fussstücke fehlt. Die eigentliche Wimper schwärzt sich leicht. Wenn die Zellen der Wimpern entbehren, sind doch immer die Fussstücke vorhanden, die dann wie ein Stäbchensaum erscheinen. Bemerkenswert ist, dass dann auch



Fig. 380. *Eisenia rosea*, Stück des Enteroderms. *nä.z* Nährzelle, *dr.z* Drüsenzelle, *x* Lymphzelle (?), *w* Wimpern, *au.s* Aussensaum, *ba.k* Basalkörner, *i.k* innere Körner.

immer die Basalkörner unansehnlicher sind als bei Vorhandensein der Wimperung; es frägt sich überhaupt, ob die vorhandenen Körner Basalkörner repräsentieren oder nur Desmochondren vorstellen. Körner anderer Art sind in den Zellen nicht mit Sicherheit nachzuweisen.

Zwischen den Nährzellen finden sich distal Schlussleisten, die nicht immer gut zu erkennen sind. Die Zellen sind oft durch ziemlich weite helle Intercellularräume getrennt, wenn nämlich die Drüsenzellen sekretleer und dann stark eingeschrumpft sind.

Eiweisszellen. Diese an Zahl mit den Nährzellen konkurrierenden Elemente sind von äusserst wechselnder Form und Beschaffenheit. Bei der Sekretentwicklung erscheinen sie cylindrisch, doch mit halsartig verdünntem peripherem Ende, das zwischen die verbreiterten Enden der Nährzellen sich einschiebt. In den Längswülsten des Epithels erscheint dann der distale Abschnitt unter der halsartigen Verjüngung kolbenartig geschwellt, während der übrige Zellteil oft fadenartig dünn sich auszieht. Das Sarc ist regelmässig wabig struiert; oft wird die ganze Breite des gedehnten mittleren Zellleibs von einer Wabenreihe gebildet. Die Wabenwandungen färben sich lebhaft, besonders mit Eisenhämatoxylin; Fäden sind nicht sicher zu unterscheiden. An dick angeschwollenen Elementen ist besonders der untere Zellteil fast völlig geschwärzt und nur wenig helle runde Räume sind in ihm enthalten. In den Waben liegen helle Körner, distal oft in Menge dicht gehäuft. Sie nehmen bei Eisenhämatoxylinschwärzung nur einen gelben Ton an. Bei Erfüllung des Zellendes kann hier ein Wabenwerk kaum oder nicht unterschieden werden; in anderen Fällen dagegen fehlen die Körner ganz und man sieht nur die schwarzen Maschen. Die Zelle ist dann distal verschmälert. Basalwärts finden sich gelbe Körnchen immer nur in geringer Menge, aber meist von ansehnlicherer Grösse. Der Kern liegt gewöhnlich basalwärts und ist im dunklen Sarc nur schwer unterscheidbar. Er färbt sich dunkel und enthält einen grossen Nucleolus.

Die Deutung der Zellen ist nicht leicht. Das dunkel färbbare Sarc scheint die jugendlichen Sekretkörner zu enthalten, die bei zunehmendem Wachstum in vakuolenartige Räume eingelagert werden und, wie es scheint, schliesslich wieder in eine nur schwach färbbare feinere Körnelung zerfallen. Es kommen auch Zellen vor, die ein normaleres Bild bieten und gleichmässig von lebhaft färbbaren Sekretkörnern erfüllt sind. Eine Entleerung wurde nicht beobachtet. Diese muss sich ziemlich gleichzeitig bei allen Zellen abspielen, da häufig ganz allgemein die Zellen völlig sekretleer sind und dann fadendünn erscheinen, ja manchmal überhaupt nicht sicher zu erkennen sind. Die Zellen erinnern auffällig an die Eiweisszellen des Darms von *Dendrocölum*. In Berücksichtigung aller Befunde haben wir sie jedenfalls als Eiweisszellen aufzufassen. — Das distale Ende ist von engen Schlussleistenringen umgeben, die an geschwärzten Präparaten oft scharf hervortreten.

Nervenendigungen. Nach Smirnow kommen im Enteroderm freie verästelte Nervenendigungen, ähnlich wie im Epiderm, vor.

Lymphzellen. Im Darmepithel finden sich nicht selten wechselnd gestaltete, oft grosse, plumpe Zellen, die von gelben oder gelbbraunen Körnern dicht angefüllt sind. Für Farbstoffe erweisen sich die Körner nicht empfänglich; sie sollen nach Cuénot Exkret-

stoffe repräsentieren, die in das Darmlumen ausgestossen werden. Manchmal sind zwei, drei und mehr Kerne in einer Zelle unterscheidbar. Wahrscheinlich handet es sich um eingewanderte Lymphzellen, also um mesodermale Zellen. Auch gewöhnliche Lymphzellen ohne körnigen Inhalt, ähnlich den im Epiderm vorkommenden, finden sich basal im Enteroderm.

Füllgewebe.

Wir betrachten zunächst die ektopleurale Ringmuskulatur (Fig. 381). Die Fasern sind von kreisrundem oder leicht abgeplattetem

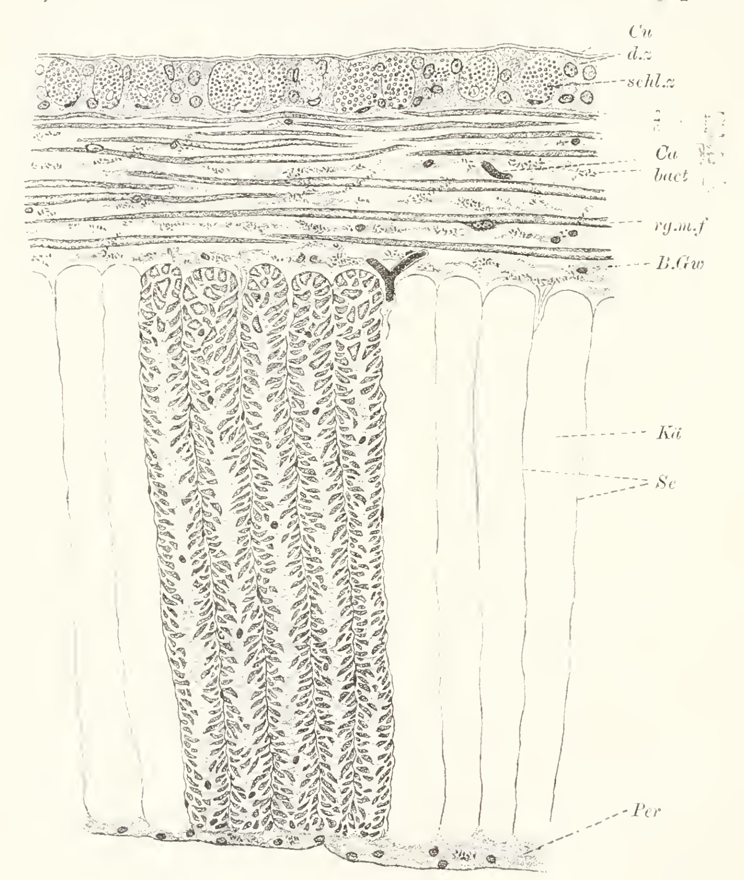


Fig. 381. *Eisenia rosea*, Querschnitt der Haut. *Cu* Cuticula, *d.z* Deckzellen, *schl.z* Schleimzelle, *Ca* Kapillare, *rg.m.f* Ringmuskelfaser, *B.Gw* Bindegewebe, *Kä* Muskelkästchen, *Se* Bindegewebssepten, *Per* Peritoneum.

Querschnitt und nach dem Hirudineentypus (*L. herculeus*) gebaut. d. h. die Faser stellt einen von kontraktiler Rinde gebildeten Schlauch vor, in dessen innerer Sarcachse der Kern gelegen ist; ein eigentlicher Zellkörper fehlt also. Die Fasern sind unter dem Epiderm dichter gelegen und schmäler als gegen die Längsmuskulatur hin. Es sind lang ausgezogene, beiderseits spitz auslaufende Gebilde, deren

kontraktile Rinde eine feine longitudinale Streifung zeigt. Quergetroffen erweisen sich die Streifen als radial gestellte schmale Leisten, die wieder punktiert erscheinen, demnach aus Myofibrillen aufgebaut sind. Die Fibrillen schwärzen sich mit Eisenhämatoxylin. Die Sarcachse ist hell, zeigt aber, gleichfalls bei Eisenhämatoxylinschwärzung, einzelne wellig verlaufende Längsfäden. Der ziemlich grosse, ellipsoide Kern ist bläschenförmig und enthält einen Nucleolus.

Die Ringmuskelfasern liegen im fasrigen Bindegewebe gleichmässig verteilt (Fig. 382), nicht wie die Längsfasern in Kästchen angeordnet.

Ektopleurale Längsmuskulatur. Die Längsmuskelfasern sind in den Feldern in hohen schmalen Kästchen angeordnet, die durch

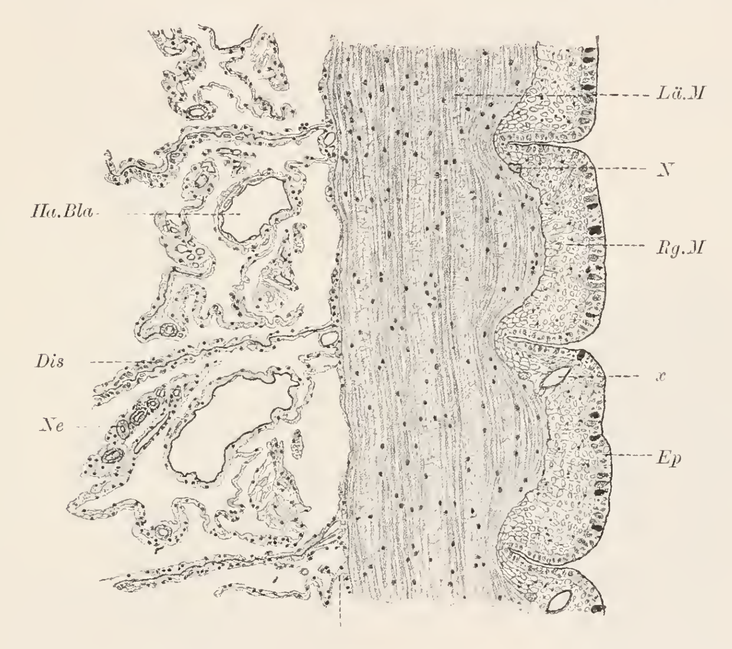


Fig. 382. *Eisenia (Lumbricus) rosea*, Längsschnitt der Körperwand. *Ep* Epiderm, *Rg.M* Ringmuskulatur, *Lä.M* Längsmuskulatur, *N* Ringnerv, *x* Endkanal des Nephridiums, *Ne* Anschnitt einer Nephridialschleife, *Ha.Bla* Harnblase, *Dis* Dissepiment.

dünne Bindelamellen von einander getrennt werden. Die schmalen Flächen der Kästchen sind abgerundet und stossen einerseits an die Bindesubstanz der Ringmuskulatur, andererseits an die peritoneale Grenzlamelle, in welche die Lamellen übergehen. Gegen die Ringmuskulatur hin verteilen sich die Fasern gleichmässig dicht und zeigen denselben rundlichen Querschnitt, wie die Ringfasern; im übrigen Kästchenbereich sind sie seitlich abgeplattet und ordnen sich fiederartig an den Lamellen, mit cölomwärts gewendeter freier Kante; beide Fiederreihen eines Kästchens biegen am Peritoneum ineinander um. Einzelne Fasern finden sich auch im Innern der Kästchen, doch dürften die Enden sämtlich den Lamellen anhaften. Die Fasern berühren sich fast, sind jedenfalls an guten Schnitten dicht gestellt, erscheinen nur oft infolge von Schrumpfung durch die Konservierung in beträchtlicheren Abständen von einander abstehend. Zwischen

ihnen liegt ein spärlich entwickeltes lockeres zelliges Bindegewebe (siehe bei Bindegewebe).

Die Fasern bilden zumeist schmale Bänder und sind nach dem nematoiden Typus gebaut, d. h. die kontraktile Rinde zeigt in der Kerngegend den Querschnitt eines Hufeisens, an dessen Oeffnung der Kern, umgeben von Sarcresten (Zellkörper), aussen angelagert ist. Im übrigen Bereich ist die kontraktile Rinde geschlossen; sie besteht hier, infolge der Faserabplattung, aus zwei dicht aneinander gepressten Lamellen, die nicht selten zu einer einzigen verschmolzen erscheinen. Der feinere Bau der Faser ist wie bei den Ringfasern, der Kern ziemlich langgestreckt und leicht zwischen die Hufeisenlamellen eingekeilt; er liegt gegen den Innenraum des Kästchens hingewendet.

Die Kästchenanschnitte zeigen neben einzelnen Bindegewebskernen nur sehr wenige Muskelkerne bei einer bedeutenden Zahl von Fasern getroffen. Es frägt sich, ob diese Thatsache mit der Voraussetzung, dass zu jeder Faser ein Kern gehört, in Einklang steht. Folgende Berechnung zeigt die Uebereinstimmung. Im Durchschnitt enthält ein Kästchen ca. 175 Fasern, dagegen an Muskelkernen nur etwa einen oder zwei. Die Fasern haben im Mittel eine Länge von 3 mm $= 3000\,\mu$; sie erstrecken sich also bei einer Schnittdicke von $8\,\mu$ durch ca. 300 Schnitte, bei Annahme eines Längenverlustes durch das Schneiden. Die Muskelkerne sind ca. $20\,\mu$ lang, also durch 2 Schnitte zu verfolgen; wir haben deshalb für jeden Schnitt statt der oben angegebenen 1—2 Kerne durchschnittlich nicht einmal einen einzigen vorauszusetzen. Das macht auf 300 Schnitte etwa 200 Kerne und stimmt somit mit der berechneten Zahl von ca. 175 Fasern recht gut überein. — Hesse hat für eine andere Art eine ähnliche Uebereinstimmung berechnet.

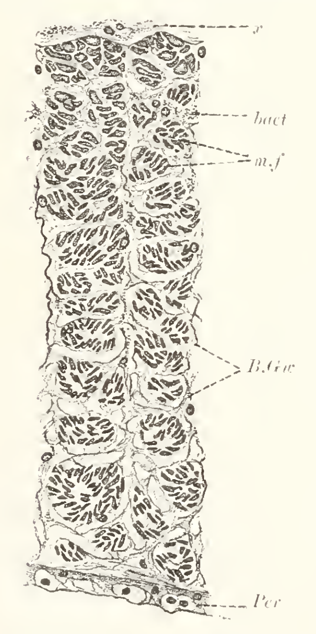


Fig. 383. *Eisenia veneta*, Querschnitt der Längsmuskulatur. *x* Bindegewebe der Ringmuskulatur, *m.f* Bündel von Längsmuskelfasern, *B.Gw* Perimysium, *bact* Bacteroiden, *Per* Peritoneum.

Bei *Eisenia veneta* ist die Anordnung der Längsmuskulatur eine abweichende. Hier ist durch reichlichere Ausbildung des Bindegewebes die Kästchenanordnung verwischt und die Fasern sind zu Bündeln (Fig. 383) vereinigt, die ziemlich dicht nebeneinander, in radial geordneten Reihen, die auf Kästchen zurückzuführen sind, liegen. Eine Auflösung der Kästchen ist auch bei *L. herculeus* gelegentlich nahe der Ringmuskulatur durch eindringende bindige Septen angedeutet. Dass die Kästchenanordnung phylogenetisch sich aus einer fiederigen Faserverteilung, wie sie den niederen Oligochäten zukommt, entwickelt hat, wird durch ontogenetische Beobachtungen erwiesen (Vejdovsky).

Die Innervierung der Muskulatur erfolgt von den Ringnerven aus und ist nur mit den speziellen Nervenmethoden genauer zu studieren. Die Nervenfaser (Fig. 384) verzweigt sich, an den

Muskelfasern angelangt, in feine Terminalen, welche sich an die Fasern anlegen und mit leichter Anschwellung enden. Nach Apathy tritt aus diesen Endanschwellungen eine Neurofibrille aus und in die Muskelfasern ein, wo sie sich mannigfach verzweigt; die letzten zarten Zweige (Elementarfibrillen?) dringen zwischen die radialen Myofibrillenleisten ein und entziehen sich der Beobachtung. Da Apathy diese intramuskulären Fibrillen den in gleicher Lage nachweisbaren, sicher nicht nervösen, Fibrillen bei *Ascaris* vergleicht (siehe dort), so erscheint die nervöse Natur jener bei *Lumbricus* und auch bei *Hirudo* zweifelhaft.

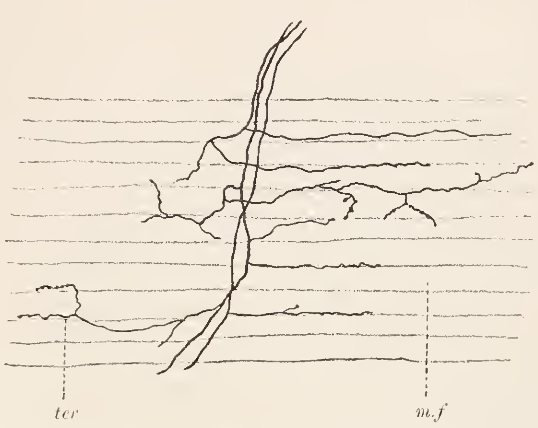


Fig. 384. *Lumbricus sp.*, Innervierung der Muskulatur, nach Retzius. *m.f* Muskelfaser, *ter* Terminalen.

Bindegewebe. Beim Bindegewebe der ektopleuralen Ringmuskulatur (Fig. 381) ist zu unterscheiden zwischen verästelten Sarcsträngen, einer fein filzig-faserigen Grundsubstanz (Fig. 385) und hellen kanälchenartigen Räumen, die in geringer Menge die Grundsubstanz durchziehen und als Lymphbahnen aufzufassen sind. Die Sarcstränge können einkernig sein und repräsentieren dann Bindezellen, die sich nach verschiedenen Richtungen verzweigen. Zumeist enthalten sie aber mehrere Kerne und sind oft von beträchtlicher Ausdehnung; sie ziehen sich parallel zu den Muskelfasern lang aus, verästeln sich und anastomosieren mit anderen Strängen und zeigen strukturell ein mannigfaltiges Bild. Das Sarc ist entweder kompakt und dann undeutlich fädig struiert, oder es erscheint central stark aufgelockert, so dass die Stränge, wenigstens lokal, den Charakter von Schläuchen annehmen können. Gewöhnlich ist ihre Begrenzung scharf, in anderen Fällen wieder unbestimmt. Hier und dort enthalten sie Körnerreihen, die lokal geschwellt sind und sich intensiv mit Eosin und Eisenhämatoxylin färben. Der bemerkenswerteste Charakter der Stränge ist aber die Einlagerung stabförmiger, scharf begrenzter Gebilde, die als Bakteroiden bezeichnet werden und vielleicht Bakterien (Cuénot) vorstellen, die im Bindegewebe schmarotzen. Die Bakteroiden erscheinen gewöhnlich als schmale glänzende krystallähnliche Stäbchen mit stumpf geeckten Enden. Sie liegen in Gruppen

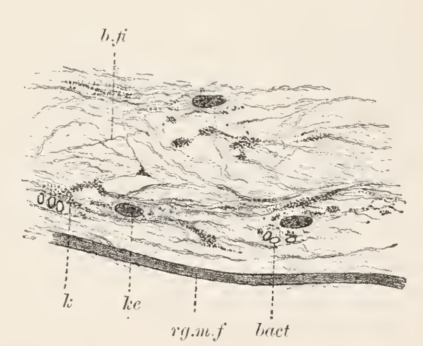


Fig. 385. *Eisenia rosea*, Bindegewebe der Ringmuskulatur. *b.fi* Bindefibrillen, *ke* Kern eines Bindezellstrangs, *k* Körner desselben, *bact* Bacteroide desselben, *rg.m.f* Ringmuskelfaser.

beisammen, zum Teil einander parallel, zum Teil nach verschiedenen Richtungen orientiert; Eosin färbt sie nur leicht gelblich, Toluoidin grün, Pikrinsäure gelb, Eisenhämatoxylin schwärzt sie. Gegenüber den Methoden der Bakterienfärbung verhalten sie sich wie echte Bakterien. Indessen ist weder eine Vermehrung durch Teilung sicher bekannt, noch wurden sie bis jetzt in Reinkulturen gezüchtet; auch zeigen sie keinerlei feinere Strukturen und ihre Form ist nicht immer die geschilderte regelmässige. Es schwankt die Grösse und Dicke; oft erscheinen sie auch von abgerundeter Gestalt und nicht selten findet man Uebergänge zu Körnchen verschiedener Grösse und verschiedener Form, die als Zerfallsprodukte der Stäbchen erscheinen. Die Bakteroiden liegen in hellen Räumen der Sarcstränge und man gewinnt oft den Eindruck, als wenn die schlauchartige Ausbildung der Stränge durch ihre Anwesenheit bedingt wäre. Vielleicht stellen sie eine besondere Art von Trophochondren vor.

Die Kerne der Stränge sind kleiner als die Muskelkerne, von sehr verschiedener Gestalt und färben sich lebhaft. Ein kleiner Nucleolus ist meist zu unterscheiden. In den Strängen findet man gelegentlich auch braune Pigmentkörnchen eingelagert. Selbständige Pigmentzellen kommen bei *Eisenia veneta* reichlich vor.

Die Stränge liegen in einer mit der van Gieson-Methode sich rot färbenden Bindesubstanz, die einen filzig-faserigen Charakter hat. Es fällt sehr schwer zu entscheiden, ob alle Fibrillen der Bindesubstanz angehören oder zum Teil auch feinste Zellfortsätze vorstellen. Gegen das Epiderm hin ist die Färbung des Filzes eine schwächere; die Grenzlamelle erscheint jedoch als eine Verdichtung desselben, die sich ziemlich scharf absetzt und von der feine Fortsätze zwischen die Epithelzellen emporziehen. Kerne sind in der Lamelle nicht zu finden.

In dem faserigen Filz finden sich helle Lücken, besonders reichlich nahe der Grenzlamelle des Epiderms, die Anschnitte von Kanälchen vorstellen. In sie münden die Kanälchen ein, welche beim Epiderm besprochen wurden und gelegentlich durch die Grenzlamelle hindurch verfolgt werden können. In ihnen findet man sehr vereinzelt Lymphzellen eingelagert.

Die zarten Lamellen zwischen den Kästchen der Längsmuskulatur hängen direkt mit dem Filze zusammen, der einwärts am dichtesten ausgebildet ist, und zeigen, wo sie von derberer Beschaffenheit sind, die gleiche Struktur. Vereinzelte, seitlich stark abgeflachte, Kerne sind darin eingelagert; die zugehörigen Zellkörper sind nur andeutungsweise zu erkennen. Unter dem Peritoneum gehen die Septen in eine derbe, deutlich faserig struierte, Lamelle über (peritoneale Grenzlamelle), der gegen die Muskelkästchen hin einzelne verästelte Zellen anliegen. Innerhalb der Kästchen kommt zwischen den Muskelfasern ein, wie es scheint, rein zelliges Bindegewebe vor, das mit feinen Zellfortsätzen die Muskelfasern umspinnt. Bindige Scheiden der Muskelfasern sind nicht zu erkennen. Im zelligen Gewebe fehlen die Bakteroiden, sowie überhaupt körnige Einlagerungen.

Im Bindegewebe verlaufen Blutgefässe, welche sich von den im Peritoneum vorhandenen ektosomatischen Schlingen abzweigen, innerhalb der Septen zwischen den Muskelkästchen oder auch durch diese hindurch zur Ringmuskulatur sich begeben und in dieser sich in ein Geflecht von Kapillaren auflösen, das vor allem dicht unter dem Epiderm reichlich entwickelt ist. Ueberall ist an den Gefässen

eine dünne Grenzlamelle (Intima, siehe im Kapitel Gefässe näheres) nachweisbar. Ein, wie es scheint, ringartig verlaufendes Gefäss trifft man auf Längsschnitten durch die Ringmuskulatur immer in der Nähe des Ausführganges des Nephridiums an. In den Gefässen findet sich meist körniges Gerinnsel, gelegentlich kommen auch einzelne kleine Blutzellen oder Zellanhäufungen in ihnen vor.

Borstenmuskulatur. An der zarten Grenzlamelle der inneren Follikelhälfte jeder Borste inserieren Bündel von Muskelfasern, die zweierlei Verlauf und Bedeutung haben. Auf passend geführten Frontalschnitten sieht man vom Borstenkopf mehrere (ca. 6 oder 8) Muskelbündel, eigentümlich wirbelartig gedreht, ausgehen, die durch die Ringmuskelschicht hindurch, ein wenig vom Follikel divergierend, zum Epiderm aufsteigen, wobei sie sich besenreiserartig in die einzelnen Fasern, und diese sich wieder in feine Endzweige, auflösen, welch letztere die Grenzlamelle durchsetzen und zwischen die Deckzellen, von Bindesubstanz bekleidet, eindringen. Diese Bündel dienen dem Borstenvorstoss und, je nachdem nur der eine oder andere funktioniert, auch dem bestimmt gerichteten Vorstoss, insofern bei Kontraktion eines rechts gelegenen Bündels die Borste gegen links sich vorschiebt, bei entsprechend anderweitigen Kontraktionen gegen rechts, vorn und hinten oder in schräger Richtung. Man bezeichnet diese Muskelfasern als Protraktoren und Rotatoren der Borsten.

Als Retraktoren dienen dünne Muskelbündel, die in der Leibeshöhle frei zwischen den Borstenpaaren jeder Seite verlaufen und seitlich am Borstenkopf verstreichen. Zu betonen ist, dass weder sie noch die Protraktoren direkt an der Bildungszelle der Borste, sondern erst in deren Nähe, an der zarten Grenzlamelle des Follikels, inserieren, so dass man das eigentliche Borstenende immer nur vom Peritoneum überzogen findet.

Entopleurale Muskulatur. Am Darm (Fig. 386) findet sich eine lockere innere Ring- und äussere Längsmuskellage mit einschichtig geordneten Elementen. Die Fasern gleichen den ektopleuralen und sind nach dem nematoiden Typus gebaut. Sie werden von einem spärlichen lamellösen Bindegewebe umsponnen, das sich an der Grenze zum Enteron zu einer faserigen, scharf abgesetzten, Grenzlamelle verdichtet. Sehr vereinzelte Kerne sind diesem Bindegewebe zuzuzählen, an dessen zarten Lamellen die peritonealen Chloragogenzellen inserieren. In der Typhlosolis ist das Bindegewebe reichlicher entwickelt und dringt in das Innere der Darmfalte vor, diese jedoch nicht völlig ausfüllend. Wir finden verschieden weite Maschen von zarten Bindelamellen, in welchen schmale Kerne und schwer zu unterscheidende unansehnliche Zellkörper liegen. Zwischen den Lamellen liegen die Chloragogenzellen; in den Lamellen selbst sind die Muskelfasern eingebettet, die hier nur vorwiegend ventral der Grenzlamelle unmittelbar anliegen, lateral sich aber von ihr zumeist entfernen und im sog. Füllgewebe der Typhlosolis verteilen. Ringfasern sind nur spärlich vorhanden; sie überspannen in der Hauptsache den Eingang zur Typhlosolis und bilden derart ein lückenhaftes Gitter, durch welches Gefässäste in die Typhlosolis eindringen. Die Darmgefässe verlaufen in der Grenzlamelle.

Die Muskelfasern der Dissepimente verlaufen auf der vorderen und hinteren Fläche einer kräftigen Grenzlamelle, welche einerseits mit der des Darmes, andererseits mit der des parietalen Peritoneums zusammenhängt, in schräger Richtung und zwar derart, dass die

Fasern jeder Fläche die der anderen überkreuzen. Am Darm biegen sie in die entopleurale Muskulatur um; am Ektosoma dagegen strahlen sie gegen die Peripherie aus, indem sie in den Septen zwischen den

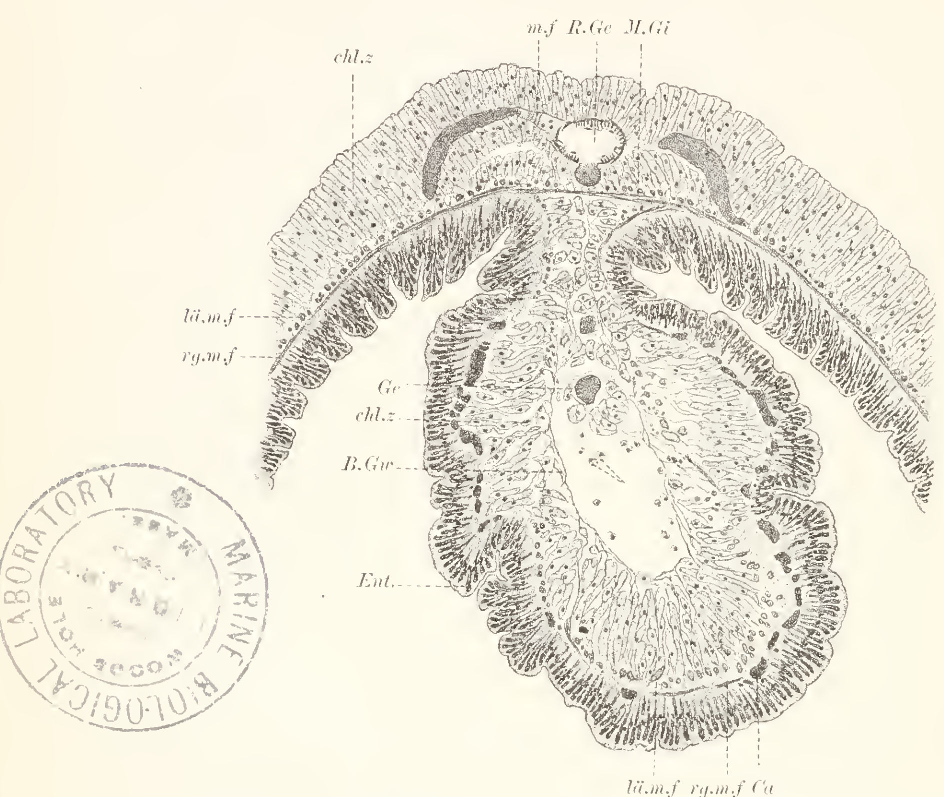


Fig. 386. *Eisenia (Lumbricus) rosea,* Querschnitt der Typhlosolis des Darms. *R.Ge* Rückengefäss, *Ge* Gefäss der Typhlosolis, *Ca* Kapillare, *M.Gi* Muskelgitter, *lä.* und *rg.m.f* Längs- und Ringmuskelfasern des Darms und der Typhlosolis, *chl.z* Chloragogenzellen des Darms und der Typhlosolis, *Ent* Enteroderm, *B.Gw* Bindegewebe der Typhlosolis, *m.f* Ringmuskelfasern eines vom Rückengefäss abzweigenden entosomalen Gefässes.

Muskelkästchen verlaufen, die Ringmuskulatur durchsetzen und in feine Endzweige aufgelöst auch ins Epiderm eindringen und zwischen den Deckzellen sich verlieren.

Ueber die Muskulatur der Harnblasen und der Gefässe siehe in den betreffenden Kapiteln.

Peritoneum.

Das Peritoneum ist sehr verschiedenartig ausgebildet. Am Ektosoma (parietales Peritoneum) bildet es ein gleichmässiges niedriges Cölothel, dessen Zellen polygonale Umrisse aufweisen. Der Kern liegt mittelständig, ist oval und enthält einen kleinen Nucleolus. Die Zellkonturen erscheinen fein gezackt. Das Sarc enthält neben Fäden, deren Verlauf nicht genauer festzustellen ist, meist Bakteroidengruppen eingelagert, die im Aussehen mit denen des ektopleuralen

Bindegewebes übereinstimmen. Unter dem Endothel liegt eine Grenzlamelle, an deren Bildung wohl auch das Endothel beteiligt sein dürfte; so fehlen z. B. am Bauchmark gesonderte Bindezellen unter dem Peritoneum. In der betreffenden Grenzlamelle verlaufen die ektosomatischen Gefässschlingen und deren dorsale und ventrale Aeste (siehe Uebersicht).

Ueber das Peritoneum der Nephridien siehe im betreffenden Kapitel. Am Disseppiment und am ventralen Mesenterium stimmt das Peritoneum mit dem des Ektosoma überein; am Entosoma ist es dagegen stark abweichend, als sog. Chloragogengewebe, entwickelt. Es besteht hier aus langen cylindrischen körnchenreichen Zellen, die distalwärts leicht geschwellt sind und abgerundet enden. An der ventralen Darmfläche schneiden sie, nahe am Mesenterium, ziemlich scharf ab gegen ein niedriges Endothel, wie es auch am Mesenterium vorkommt. Wo ein Disseppiment an den Darm herantritt, fehlen sie gleichfalls; ferner sind sie nicht am Gitter, welches den Typhlosoliseingang überspannt, wohl aber in der Typhlosolis selbst entwickelt und finden sich ausserdem an der dorsalen und an den lateralen Flächen des Rückengefässes, sowie an den freien Abschnitten der Darmgefässe, die in das Rückengefäss einmünden.

Die Chloragogenzellen sehen nicht immer gleich aus. Gelegentlich erscheinen sie völlig frei von den spezifischen Chloragogenkörnern und man erkennt dann eine maschige Gerüststruktur, mit längsreihiger Anordnung der Maschen, die, wie genaue Untersuchung lehrt, durch welligen Verlauf longitudinaler Fäden und Verbindung derselben untereinander, vermittelst feiner schwarzer Körnchen, der Desmochondren, zu stande kommen. Die Fäden sind bei aller Zartheit oft geschwärzt und dann deutlich zu erkennen. Basal ist übrigens der Fadenverlauf ein gestreckter, so dass sie hier schärfer hervortreten. Der Kern liegt in verschiedener, vorwiegend mittlerer, Höhe, ist von geringer Länge und enthält einen oder mehrere Nucleolen, die sich abweichend vom Nucleom färben, z. B. Eisenhämatoxylin nicht annehmen.

Gewöhnlich sind die Zellen gleichmässig von Körnern erfüllt, deren Grösse, Färbung und Aussehen beträchtlich schwankt. Im typischen Falle ist die Eigenfärbung eine gelbe, mit einem Stich ins Grünliche. Während die kleinen und mittleren Körner homogen erscheinen, sind die grösseren bläschenförmig oder neigen zur Zerbröckelung. Die letzteren färben sich auch mit Toluoidin (blau) und liegen vorwiegend im distalen Zellende. In der Typhlosolis trifft man an ein und demselben Schnitte auf differente Verhältnisse. Während in der Nähe des Eingangs die Zellen durch Toluoidin nicht gefärbt werden und hellgelb erscheinen, finden sich ventralwärts färbbare Zellen untermischt, die ganz ventral allein vorliegen. Die Körner färben sich hier grün, so dass ein lebhaft buntes Bild sich ergiebt, besonders wenn man hinzurechnet, dass bei Toluoidinfärbung die Muskeln sich rötlich, die Grenzlamelle blauviolett, tingieren. Die angegebenen Färbungsdifferenzen gelten sowohl für die Chloragogenzellen der Darmwand, wie der frei aufgehängten Gefässe; das Typhlosolisinnere zeigt also einen abweichenden Charakter in Hinsicht auf das Cölothel.

Manchmal trifft man die Chloragogenzellen gleichmässig mit Glykogen erfüllt (Cuénot); sie färben sich dann intensiv mit Jod. Nur in Hinsicht auf solche Fälle sind die Chloragogenzellen als Speicher-

zellen, in denen sich Reservenahrungsstoffe anhäufen, zu bezeichnen. Die Chloragogenkörner selbst dagegen sind Exkretkörner, wofür ihr ablehnendes Verhalten gegen Osmiumsäure, ihre Färbbarkeit intra vitam mit Indigcarmin und mit anderen in die Leibeshöhle injizierten Farbstoffen (Cuénot), ferner die von Cuénot gemachte Beobachtung spricht, dass periodisch die distalen Enden der Chloragogenzellen abgestossen, von den Lymphzellen verzehrt und die darin enthaltenen Körner, wenigstens zum Teil, an die Nephridien abgegeben werden, wo sie ins Lumen ausgestossen werden und nach aussen gelangen.

Nephridium.

Die Nephridien (Fig. 387) besitzen eine ausserordentliche Länge und zeigen zugleich scharfe Gliederung in mehrere Abschnitte von struktureller und funktioneller Verschiedenheit. Zu unterscheiden ist zunächst ein präseptaler Teil, der aus dem Trichter und dem anschliessenden Anfangskanal besteht. Der Anfangskanal durchsetzt das Disseppiment (postseptaler Teil) und verläuft ein Stück nach rückwärts; dann biegt er lateralwärts um und tritt in den Nephridiallappen ein, in dem er zunächst einen engen Kanal bildet, der seines stark gewundenen Verlaufes wegen Schleifenkanal genannt wird. Dieser durchläuft drei quer orientierte Schleifen, von welchen die dritte die längste ist; am Ende der dritten biegt er scharf um und läuft nun die drei Windungen genau wieder zurück. Während dieses Verlaufes beschreibt er eine Menge kurzer Windungen.

Aus der ersten Schleife begiebt sich der Nephridialkanal wieder zur dritten, nimmt hier gleichmässig gestreckten Verlauf an und verändert seinen Charakter, indem er durchgehends Bewimperung zeigt. Dieser bis zum freien Ende der dritten Schleife ziehende Abschnitt wird Wimperkanal genannt. Unter ampullenartiger Erweiterung geht der Wimperkanal in den folgenden Drüsenkanal über, der durch alle drei Schleifen zurückläuft, aus der ersten austritt und nun eine Strecke weit isoliert im Aufhängeband zum fünften scharf sich abhebenden Abschnitte verläuft, der eine einfach gewundene, muskulöse Harnblase vorstellt. Diese Harnblase ist, wie der noch folgende Ausführgang, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Hirudo, auch mesodermalen Ursprungs (Bergh). Der Ausführgang liegt im Ektosoma; die Harnblase tritt mit ihm am seitlichen Rande des ventrolateralen Zwischenborstenfeldes in Verbindung. Er steigt in cirkulärem Verlaufe, innerhalb der Ringmuskulatur, zur dorsalen Fläche des Segments empor, wo er durch den Nephroporus nach aussen ausmündet.

Alle Abschnitte sind von einem peritonealen Ueberzuge überkleidet, der, postseptal, von der Leibeswand als quergestellte Falte, dicht hinter dem Disseppiment, entspringt (Aufhängeband). Dies Aufhängeband besteht vorwiegend aus flachen Cölothelzellen mit kleinen Kernen und mit reichlich eingelagerten Bakteroidengruppen. Am freien Ende der dritten Schleife ist es in eigenartiger Weise entwickelt. Es bildet hier eine selbständige Falte (sog. Lappenfalte), die aus voluminösen, an Körnern reichen, Zellen besteht. Nach Cuénot speichern diese Zellen Glykogen.

Trichter und Anfangskanal. Das Lumen des Anfangskanals (Fig. 388) durchläuft eine einfache Reihe von Zellen, deren

Kerne sich rechts und links alternierend in zwei Reihen verteilen. Jede Zelle bildet einen Ring, der auf der kernhaltigen Seite breit,

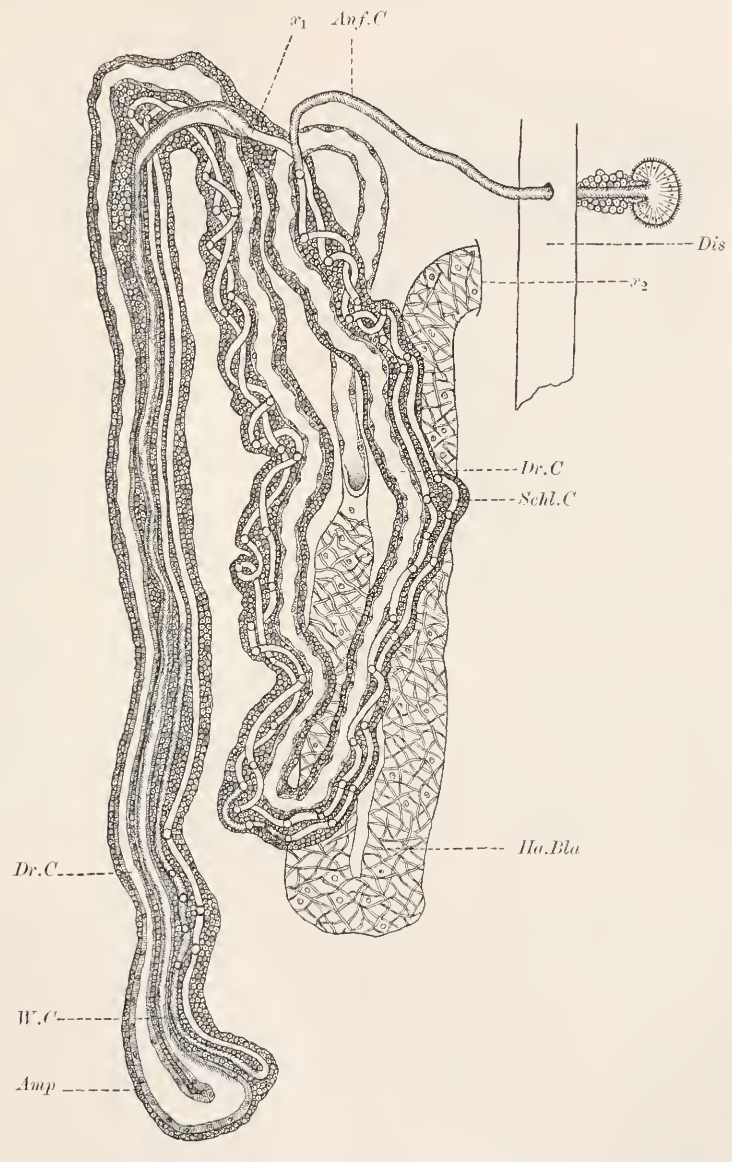


Fig. 387. *Lumbricus sp.*, übersichtliche Darstellung des Nephridiums, nach BENHAM. *Dis* Disseppiment, *Anf.C* Anfangskanal, *Schl.C* Schleifenkanal, *W.C* Wimperkanal, *Amp* Ampulle, *Dr.C* Drüsenkanal, *Ha.Bla* Harnblase, x_1 Uebergang des Schleifenkanals in den Wimperkanal, x_2 Uebergang der Harnblase in den Endgang, der in der Ringmuskulatur liegt.

auf der anderen schmal ist. Das Sarc der Zellen ist im Umkreis des Lumens dicht und grenzt sich gegen dieses durch eine zarte Limitans ab; Fäden sind in ihm wenig deutlich zu unterscheiden. Lange, nach

rückwärts (septalwärts) gewendete, Wimpern sitzen ihm in zwei seitlichen Längsstreifen auf; an der Basis derselben treten Basalkörner hervor. Das basale Sarc wird von hellen feinen Kanälchen

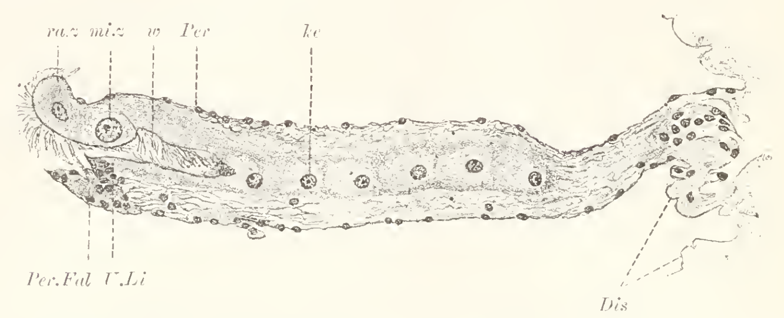


Fig. 388. *Eisenia rosea*, präseptaler Teil des Nephridiums. *U.Li* Unterlippe, *ra.* und *mi.z* Rand- und Mittelzelle der Oberlippe, *Per* Peritoneum, *Per.Fal* Peritonealfalte an Unterlippe, *w* Wimpern, *ke* Kern des Anfangskanals, *Dis* Disseppiment.

durchsetzt, die aus der angrenzenden Bindesubstanz eindringen; durch diese Kanälchen erscheint der basale Saum der Zelle meist unregelmässig begrenzt. Im Sarc finden sich ferner, vor allem im mittleren Bezirk, Körnchen in mässiger Zahl eingebettet. Der Kern ist oval, bläschenförmig und hell, mit einem deutlichen Nucleolus, oder auch mit deren zwei, ausgestattet.

Der peritoneale Ueberzug ist stark verdickt durch Entwicklung einer reichlichen homogenen Bindesubstanz in Umgebung der Kanalzellen. Peripher liegt ein dünnes Endothel mit ovalen Kernen, in denen ein Nucleolus leicht zu erkennen ist. Die Kerne sind kleiner als die der Nephridialzellen. Die Bindesubstanz wird von feinen, manchmal faserartigen, Fortsätzen der Endothelzellen durchzogen. Ein zartes Netz von Lymphkanälchen liegt an der Grenze zu den Nephridialzellen, in welche es eindringt. Blutkapillaren scheinen völlig zu fehlen. Fast regelmässig finden sich Lymphzellen in der Bindesubstanz.

Der Trichter (Fig. 389) stellt eine Verbreiterung der dorsalen Kanalhälfte zur mächtig entwickelten hufeisenförmigen Oberlippe vor. Die seitlichen Gangflächen enden wie abgeschnitten, die ventrale dagegen schiebt sich noch ein kurzes Stück, als sehr gering entwickelte Unterlippe, vor. Kerne finden sich nur in der Oberlippe, und zwar ist zu unterscheiden zwischen einem besonders grossen mittelständigen Kern, der unmittelbar vor dem Nephrostom liegt, und zwischen randständigen Kernen, welche in direkter Verlängerung der 2 Kernreihen des Anfangskanals dem hufeisenförmig gekrümmten Saume der Oberlippe, in sehr regelmässiger Anordnung, eingebettet sind. Jedem randständigen Kerne entspricht eine Zelle (Randzellen), die von einander durch deutliche Intercellularlücken gesondert sind. Zum mittelständigen Kerne gehört der grosse mittlere Bereich der Oberlippe (Mittelzelle), der gegen die Randzellen gleichfalls durch Intercellularlücken scharf abgegrenzt ist. Sämtliche Zellen der Oberlippe sind ventral, also auf der distalen Endfläche, von einer zarten Limitans überzogen. Diese löst sich an dünnen geschwärzten Schnitten in Basalkörner auf, von denen die Wimpern

entspringen, die, entsprechend den Intercellularlücken, in Streifen über die Oberlippenfläche, auch über die Mittelzelle hinweg, verlaufen, und sich am Nephrostom in die zwei Wimperstreifen des Anfangskanals fortsetzen. Das Sarc ist unter der Limitans ein dichtes, längsfädig struiertes; Körnchen fehlen vollständig in ihm. Basal finden sich die gleichen aufsteigenden hellen Kanälchen, wie am Anfangskanal; sie hängen einerseits mit Kanälchen des Peritoneums zusammen, andererseits münden sie in die Intercellularlücken ein.

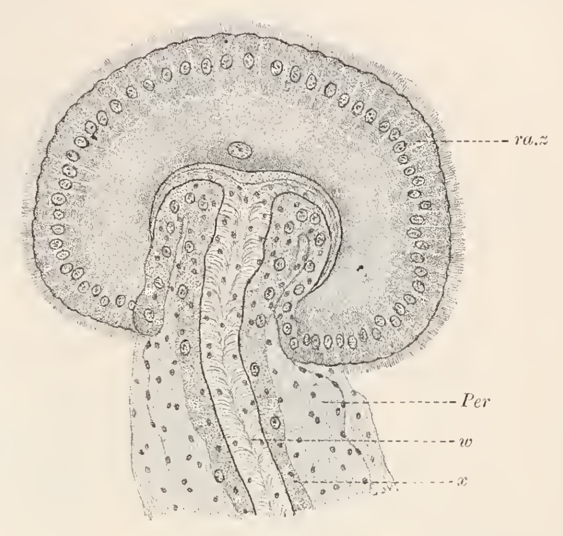


Fig. 389. *Eisenia* (*Lumbricus*) *rosea*, Nierentrichter. *ra.z* Randzellen der Oberlippe (die Mittelzelle ist nicht bezeichnet), *x* Zellen des Anfangskanals, *w* Wimpern, *Per* Peritoneum.

Die Unterlippe entbehrt der Kerne. Sie erscheint nur als eine Vorbuchtung der ersten Kanalzellen und ist dementsprechend auch ziemlich dünn auf dem Querschnitt und entbehrt der Wimpern.

Der peritoneale Ueberzug verhält sich an beiden Lippen verschieden. Auf der Oberlippe liegen zunächst, d. h. im Bereich der Mittelzelle, noch dieselben Verhältnisse wie am Anfangskanal vor; dann, im Bereich der Randzellen, verstreicht die Bindesubstanz sehr schnell und auch das dünne Cölothel erreicht den freien Rand der Oberlippe nicht. Dieser Rand gehört also noch den Randzellen selbst an und ist auch mit der Limitans und mit den Wimpern bedeckt, die beide in scharfer Linie abschneiden. An der Unterlippe ist der Uebergang gleichfalls ein schroffer. Aber das Peritoneum entbehrt hier der Bindesubstanz, besteht dagegen aus dicht gedrängt liegenden, rundlichen Zellen, die sich leicht in das Sarc der Unterlippe einsenken und derart die Feststellung von deren basaler Begrenzung erschweren. Die Cölothelzellen gehen, bei Annäherung an den freien Rand der Unterlippe, nicht direkt in diesen über, vielmehr schlägt sich das Peritoneum ein Stück wieder nach rückwärts und darauf wieder nach vorwärts um und bildet somit eine Falte (Unterlippenfalte), welche erst in die Unterlippe umbiegt. Man hat diese Falte bis jetzt als einen Lymphzellhaufen, welcher der Unterlippe frei anlagern sollte, aufgefasst.

Schleifen-, Wimper- und Drüsengang. Der postseptale Teil des Anfangskanales zeigt im wesentlichen die gleiche Beschaffenheit wie der präseptale, nur werden die Zellringe dünner, dafür umfangreicher, und der kernhaltige Sarcbezirk springt kräftiger in das Lumen vor. Am Schleifengang (Fig. 390) ändern sich die Verhältnisse. Wimpern kommen nur an zwei kurzen Strecken vor, nämlich dort, wo der Schleifenkanal aus der ersten Schleife in die zweite ein-

tritt und dort, wo er am Ende der dritten rückläufig wird (Benham); sie stehen hier auch in zwei opponierten Längsreihen, die spiralig verlaufen. Die Zellringe werden viel flacher, daher rücken die Kerne weiter auseinander und die Kernregion springt meist viel kräftiger als im Anfangskanale vor. Die derart gebildeten Buchten des Kanallumens erscheinen vielfach noch durch Aussackungen der dünnen Wandungsstrecken vertieft, derart, dass nicht selten das Lumen verzweigt und die einzelnen Zweige netzig untereinander verbunden erscheinen. Indessen dürften wirkliche Anastomosen fehlen und nur einfache blindsackartige Ausbuchtungen vorliegen.

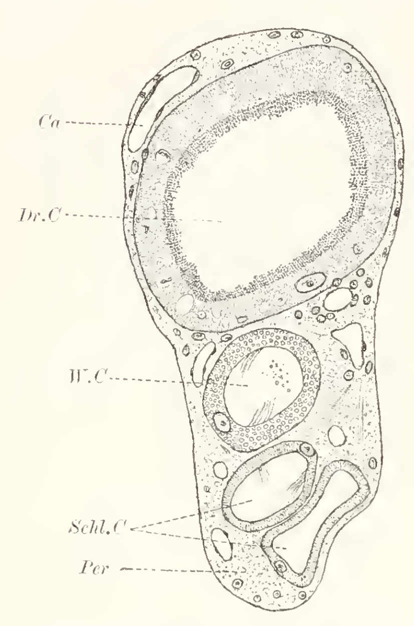


Fig. 390. *Eisenia sp.* Querschnitt einer Nephridialschleife. *Schl.C* Schleifenkanäle, *W.C* Wimperkanal, *Dr.C* Drüsenkanal, *Ca* Kapillare, *Per* Peritoneum. Nach Benham.

Der Wimper- und Drüsenkanal zeigen dagegen völlig gestreckten Verlauf; an den Enden der Schenkel biegen die einzelnen Abschnitte scharf ineinander um. Die dickere Zellwand bewahrt überall die gleiche Stärke; auch verursachen die Kerne keine Vorwölbungen. Nur im letzten Abschnitt des Drüsenkanals, der vom vorderen Schleifenschenkel zur Harnblase führt, ist das Lumen in ziemlich regelmässigen Abständen durch ringförmige Vorwulstungen der Wandung eingebuchtet, so dass der Kanal ein grimmdarmartiges Aussehen erhält. In diesen Ringen liegt jedesmal ein Kern. Die Zellgrenzen sind überall an Schnitten leicht festzustellen. Ueberall bilden die Zellen Ringe, die mit scharfer Kontur aneinander anstossen. Die Konturen durchsinken die Dicke der Kanalwand in leicht gewundener Linie; sie werden, wie es scheint, von zarten Zellmembranen gebildet. Im übrigen ist das Sarc stark aufgelockert. Es wird von hellen Kanälchen durchsetzt, die nach aussen mit einem Kanälchenetz des dünnen peritonealen Ueberzuges zusammenhängen und zugleich gegen das Lumen des Kanals vordringen. Unmittelbar unter der überall vorhandenen Limitans vereinigen sie sich am Wimperkanal zu dünnen cirkulär verlaufenden Bahnen, die mit dem Lumen kommunizieren.

Es hält schwer sich von diesem Kanälchensystem eine genaue Vorstellung zu verschaffen. Die Kanälchen repräsentieren jedenfalls zusammenhängende, bald vakuolenartig angeschwollene, bald äusserst feine, Lymphbahnen, die besonders am Wimperkanal (Fig. 391) reich entwickelt sind. Am Drüsenkanal ist ihre Anordnung eine ausgesprochen radiale, wodurch die Zellen ein längsstreifiges Aussehen erhalten. Durch Einlagerung von Körnchen werden sie undeutlich gemacht oder ganz verwischt; das Sarc erscheint am Wimperkanal manchmal von gleichmässig fein granulärer Beschaffenheit. Immer

reich an Körnern ist die ampullenartige Erweiterung des Drüsenkanals (Fig. 392), wo auch das Lumen manchmal fast ganz von Körnern ausgefüllt erscheint. Die Körner ordnen sich auf der Zelloberfläche



Fig. 391. *Eisenia (Lumbricus) rosea,* Querschnitt des Wimperkanals des Nephridiums. *ke* Kern einer Nierenzelle, ke_1 Kern einer Endothelzelle einer Kapillare (*Ca*), *w* Wimpern, *Per* Peritoneum, *bact* Bacteroiden, *x* desgl., in die Nierenzelle aufgenommen.

in radial gestellten Reihen; Ursache dafür ist die Ausbildung eines Stäbchensaumes an den Ampullenzellen. Reich an Körnern ist auch der eigentliche Drüsenkanal, wo jedoch die Körner auf das Sarc beschränkt erscheinen.

In den Zellen aller Kanalabschnitte sind locker gestellte und gewunden verlaufende Fäden nachweisbar, deren Stärke schwankt und die sich oft mit Eisenhämatoxylin fibrillenartig schwärzen und dann scharf hervortreten. Im einzelnen lässt sich über den Verlauf der Fäden nichts genaueres aussagen; wo Wimpern vorhanden sind, laufen sie in diese aus und tragen an der Zelloberfläche ein deutliches Basalkorn. Wie die zarte Limitans, die überall bei Eisenhämatoxylinfärbung als schwarze Linie hervortritt, sich zu den Zellfäden verhält, bleibt fraglich.

Während im Schleifen- und Drüsengang Exkretstoffe, wie es scheint ausschliesslich, gebildet und secerniert werden, dabei aber, wie der Augenschein lehrt, Differenzen in der Beschaffenheit der Sekretkörnchen vorliegen dürften, zeigen die Zellen des Wimperkanals auch phagotische Funktion, indem sie Körner von aussen her aufnehmen und früher oder später ins Lumen des Kanals ausstossen. Die überwiegende Art

solcher Körner scheinen Zerfallsprodukte der Bakteroiden zu sein, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen. Gelegentlich sind massenhaft Chloragogenkörner eingelagert, die in den Nierenzellen Veränderungen erfahren. Selten finden sich krystallinische Körner von lebhaftem Glanze, deren Abstammung nicht zu ermitteln war. Bei Injektion von Tusche wird diese gleichfalls aufgespeichert. Dies kann, wie bei den schon erwähnten Körnern, dadurch geschehen, dass Leukocyten, als Ueberträger der Körner, in den peritonealen Ueberzug des Nephridiums eindringen und die Körner an die Wimperzellen abgeben. Oder aber die äusserst feinen Körnchen der chinesischen Tusche passieren das Nephrostom, häufen sich im Wimperkanal an und werden von den Wandzellen desselben aufgenommen, längere Zeit bewahrt und später wieder abgegeben (Cuénot). Auch karminsaures Ammon wird vom Wimperkanal aufgenommen.

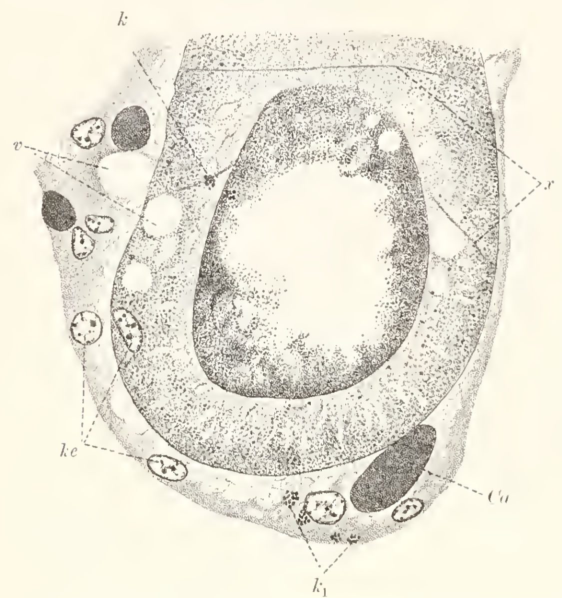


Fig. 392. *Eisenia (Lumbricus) rosea*, Anschnitt der Ampulle des Nierenkanals. *x* Zellgrenzen, *v* Vakuolen (Lymphbahnen), *Ca* Kapillare, *k* und k_1 Körner in Nierenzellen und Peritonealzellen, *ke* Kerne des Peritoneums (der in der Nierenzelle liegende Kern gehört einer Lymphzelle an).

Der peritoneale Ueberzug des postseptalen Teils des Nierenkanals besteht aus hellen Zellen, deren Sarc stark aufgelockert erscheint. Durch die van Gieson-Färbung lässt sich Bindesubstanz in sehr geringer Menge im Umkreis des Kanals nachweisen; sie findet sich auch als zarte Schicht in Umgebung der kräftigeren Blutgefässe, welche im Peritoneum verlaufen, scheint aber an den feinsten Kapillaren zu fehlen. Die Zellgrenzen sind leicht zu erkennen; die Kerne sind klein und reich an Nucleom. Gruppen von Bakteroiden finden sich in den peritonealen Zellen häufig. Sie kommen in normaler Stäbchenform oder in Körner zerfallen vor und werden an die Zellen des Wimperkanales abgegeben (Fig. 391). Ueber die Lappenfalte siehe weiter oben.

Die im Peritoneum verlaufenden anastomosierenden Blutkapillaren entspringen von zwei Gefässen, deren eins von der ektosomatischen venösen, deren anderes von der ektosomatischen arteriellen Gefässschlinge stammt. Die Kapillaren legen sich aufs engste den Kanälen an, sie wie ein Netz umspinnend, und zeigen hie und da blasige Erweiterungen (Kapillarampullen), die übrigens gelegentlich ganz fehlen können (Benham). Hier sind Haufen von Zellen eingelagert, die

nach Cuénot zu unterscheiden sind von den Blutzellen, die sonst in den Gefässen vorkommen; Cuénot vermutet eine besondere mechanische Funktion derselben. Die Blutflüssigkeit hat nicht die gelbrote Färbung wie im dorsalen Gefässe, sondern erscheint dunkler rot, etwa wie venöses Blut sich zu arteriellem verhält.

Harnblase und Ausführgang. Das Lumen der weiten Harnblase dürfte ein intercelluläres sein, obgleich Kerne, die im übrigen vollständig denen der vorausgehenden Abschnitte des Nephridiums gleichen, nur ganz vereinzelt zu finden sind. Die Zellwand ist je nach dem Kontraktionszustand der Blase verschieden dick, meist sehr dünn, von hellem Aussehen und enthält zwischen wellig verlaufenden Fäden in sehr unregelmässiger Verteilung und Form helle Räume, die wohl auch auf eine Art Kanälchensystem zu beziehen sind. Das Peritoneum zeigt keine Besonderheit. Ausser wenigen Blutgefässen finden sich in demselben Muskelfasern, die im wesentlichen in zwei diagonal sich kreuzenden Schichten angeordnet und durch Anastomosen verbunden sind. — Im Lumen der Harnblase kommen häufig Nematoden vor, die durch den Porus eingewandert sind. Nach A. Schneider gehören sie zur Art *Rhabditis pellio.*

Der Ausführgang, welcher in der Ringmuskulatur verläuft, hat wieder ein intracelluläres Lumen und zeigt eine dünne Wand, mit vereinzelt liegenden Kernen der bekannten Form und Grösse. Am Porus geht die Wand in hier nicht näher zu erörternder Weise in das Epiderm über.

Cirkulation im Nephridium. Durch das Nephridium passieren keine festen Substanzen. Die Wimperung des Trichters bildet ein so feines Sieb, dass ausser flüssigen Substanzen einzig und allein die ausserordentlich feinen Körnchen der chinesischen Tusche eintreten können. Die Wimperung bedingt nur im geringen Maasse die Cirkulation im Nephridium; es bedarf der Entleerung der Harnblase nach aussen, die etwa alle 3 Tage (Cuénot) erfolgt, um ein Einströmen von Cölomflüssigkeit in ausgiebiger Weise herbeizuführen.

Blutgefässsystem.

Ueber den Verlauf der Gefässe wurde in der Uebersicht berichtet; es bleibt hier nur noch die Beschreibung des feineren Baues zu geben. Alle grösseren Gefässe, Arterien und Venen, sind mit einem Vasothel ausgestattet, das aus locker gestellten, entsprechend der Längsachse der Gefässe längs ausgezogenen, spindeligen oder verästelten, Zellkörpern mit platten und schmalen, gleichfalls längsgestreckten, Kernen besteht, die wohl meist nicht dicht aneinander schliessen und derart eine von Lücken durchbrochene dünne Zellschicht bilden, in der durch Versilberung keine Zellgrenzen nachzuweisen sind.[1]) In

[1]) Nach Bergh soll ganz allgemein bei den Anneliden ein Endothel fehlen und die hier geschilderten Zellen werden als innere Bindezellen oder als Blutzellen, die sich an die Intima angelegt haben, gedeutet. Indessen ist die Anordnung und Ausbildung der betreffenden Zellen auch an kleineren Gefässen (sowohl Arterien als Venen) eine so charakteristische, dass unbedingt von einem Endothel gesprochen werden muss, das z. B. bei den Hirudineen (siehe dort) eine bemerkenswerte Beschaffenheit annimmt. Eine Beziehung des Endothels zu den Blutzellen soll nicht bestritten werden; es könnte aber eher das Endothel als Bildungsherd von Blutzellen aufgefasst werden, wofür z. B. auch die Befunde bei den Nemertinen sprechen. Schon die Anwesenheit der Klappen und des bei vielen Anneliden vorkommenden

den Kapillaren scheint ein Endothel gewöhnlich zu fehlen. An den Klappen des Dorsalgefässes sind die Endothelzellen zu langen radial gestellten Elementen umgeformt, die insgesammt zwei seitliche, opponiert gestellte, halbmondförmige dicke Platten bilden, welche mit freiem Rande schräg in das Gefässlumen vorspringen. Eine genauere Beschreibung der Klappen kann hier nicht gegeben werden. Wir finden Klappen dicht hinter der Einmündung der ektosomatischen Schlingen ins Rückengefäss im Innern des letzteren, welche einen Rückstrom des Blutes verhindern. Ferner zeigt jedes vom Darm kommende Gefäss an der Einmündungsstelle eine Klappe, welche es verhindert, dass vom Rückengefäss Blut in die Darmgefässe strömt.

Das Endothel liegt einer Grenzlamelle (Intima) auf, die nirgends vermisst wird und an den grossen Gefässen stark entwickelt, am kontrahierten Rückengefäss deutlich in hohe längsverlaufende Falten gelegt ist, in deren Furchen man die Endothelzellen wahrnimmt. Sie besteht aus dichter Bindesubstanz, die sich mit der van Gieson-Färbung rötet und nirgends die Charaktere echt elastichen Gewebes zeigt. Am dorsalen Gefäss erscheint sie als Bildungsprodukt besonderer verästelter Bindezellen (Bergh), die ihr aussen, zwischen den Muskelfasern, anliegen. An den übrigen Gefässen ist sie abzuleiten von epithelartig in ihrem Umkreis gelagerten Zellen, die am Bauchgefäss und an allen Arterien kontraktiler, an den Venen und Kapillaren nicht kontraktiler, Natur sind und ganz allgemein als Wandungszellen bezeichnet werden sollen. Die nicht kontraktilen Wandungszellen, von Bergh irrtümlicher Weise als Endothelzellen aufgefasst, bilden umfangreiche, der Intima innig aufliegende, Platten mit undeutlicher Sarcstruktur, denen aussen helle, nur wenig abgeplattete, meist deutlich vorspingende, Kerne innerhalb geringer Sarcreste von mannigfaltiger Form anhaften, die von den Platten nicht gesondert werden können. Die Kontur der Platten tritt bei Versilberung scharf hervor und zeigt ziemlich regelmässige Form. An den kontraktilen Wandungszellen sind die Platten weit minder regelmässig begrenzt, derart dass die durch Versilberung hervortretenden Konturen vielfach gewunden verlaufen. In den Platten selbst treten cirkulär verlaufende, zu Bändern angeordnete, Fibrillen hervor, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen und durch deren Ausbildung die gebuchtete Zellkontur bedingt erscheint. An den Nephridien kann man Wandungszellen beider Art studieren; die Gefässe mit reich gewundenen Silberlinien entsprechen den Arterien, die anderen den Venen (Eberth). Vor allem am Bauchgefäss, aber auch an den arteriellen Schlingen, sind die Fibrillen deutlich quergestreift; dieser Befund stellt ausser Zweifel, dass es sich um Muskelfibrillen[1]) handelt, was ferner auch daraus hervorgeht, dass bei niederen Oligochäten auch das Rückengefäss teilweis den gleichen Bau aufweist. Somit sind beim Regenwurm alle Gefässe mit Ausnahme der kleineren Venen und der Kapillaren kontraktil. Am wichtigsten kontraktilen Gefäss (Rückengefäss) fehlen die Wandungszellen und es kommen dafür typische glattfaserige (nach Bergh doppelt schräg gestreifte) Muskelfasern vor, denen die Kerne in

Herzkörpers, der eine Endothelwucherung repräsentiert, setzt die Anwesenheit eines Endothels voraus.

[1]) Nach Bergh sollen es, gleich der Intima, bindegewebige Bildungen sein.

einem unscheinbaren Zellkörper anliegen. Man findet eine innere Ring- und eine äussere Längsmuskulatur, die beide einschichtig entwickelt sind.

Die frei im Cölom verlaufenden Gefässe sind von einem platten Cölothel überzogen, das dorsal und lateral am Rückengefäss, sowie an den angrenzenden freien Abschnitten der Darmgefässe, als Chloragogengewebe (siehe bei Peritoneum) entwickelt ist.

Lymph- und Blutzellen.

Die Lymphzellen (Leukocyten) finden sich in reichlicher Menge in der Leibeshöhle, einzeln oder in Haufen beisammen; sie sind immer in der Typhlosolis anzutreffen und kommen auch in den Geweben vor, so vor allem im Peritoneum, im Bindegewebe und selbst in den Epithelien. Betreffs letzteren Vorkommens beachte man die Kapitel Epiderm und Enteroderm; die Deutung der im Epiderm vorhandenen basiepithelialen Zellen als Lymphzellen erscheint noch nicht gesichert. Am besten sind die Lymphzellen in der Leibeshöhle zu studieren. Lebend erscheinen sie als runde Zellen mit einzelnen oder vielen, bald lappigen, bald mehr stacheligen, Pseudopodien (Amöbocyten). Ihre Form und Grösse schwankt beträchtlich, ebenso ihr Gehalt an Körnern. Nicht selten enthalten sie Fremdkörper, die durch die Dorsalporen in die Leibeshöhle gelangen, so z. B. Bakterien und Sporen von Coccidien. Grössere Fremdkörper, wie Borsten und Nematoden (*Rhabditis pellio*), werden von Lymphzellhaufen umflossen. Sie sammeln sich im Hinterende des Tieres an oder werden durch die Dorsalporen gelegentlich nach aussen ausgestossen. Im Umkreis der Nematoden wird von den Lymphzellen eine Kapsel abgeschieden, innerhalb welcher die Nematoden degenerieren.

Unter den Lymphzellen, deren Pseudopodien am konservierten Materiale nur selten erhalten sind, unterscheidet man leicht kleinere mit dichtem, leicht färbbarem, Sarc, die vorwiegend Fremdkörper aufnehmen (Phagocyten), und grössere, mit hellem, wabigem oder an Körnchen reichem, Sarc, die nach Cuénot, nicht als Phagocyten funktionieren, sondern nach und nach degenerieren. Die Phagocyten vermehren sich in gewissen Perioden, mitotisch oder amitotisch (Cuénot), vorwiegend wohl amitotisch. Der Kern liegt einseitig, ist rundlich geformt oder gegen die Zellmitte hin leicht eingebuchtet und färbt sich intensiv. In der Zellmitte, meist der Kern dicht anliegend, in dessen Einbuchtung, bemerkt man bei Eisenhämatoxylinfärbung einen Diplochonder, auf welchen die Fäden des Gerüsts radial einstrahlen. Die Fäden werden meist durch eine feine Körnelung verdeckt, welche sich mit Säurefuchsin leicht färbt. Nach Cuénot sollen die Phagocyten auch Glykogen speichern.

Die übrigen Lymphzellen sind arm an Körnern, dafür vakuolenreich. Der Kern ist verschieden gestaltet; ein in der Zellmitte gelegenes Centrosom tritt scharf hervor und ist von einer dichten Sphäre umgeben. Die Fäden sind besser nachweisbar und strahlen deutlich radial von der Peripherie her ein; sie bilden peripher ein Maschenwerk, welches dem Sarc hier einen schaumigen Charakter verleiht. Nach Cuénot liegen in den Maschen helle Körner, die sich nicht färben, aus denen sich aber lebhaft färbbare Körner entwickeln sollen. Letztere sollen unter Zerfall der Zelle zu einer kompakten

Masse verfliessen, die ihre Färbbarkeit verliert; diese degenerierten, meist zertrümmerten, Zellen werden von jungen Phagocyten gefressen.

In den Phagocyten trifft man Körner der verschiedensten Art, so Chloragogenkörner, Bakterien und Zerfallsprodukte der Bakteroiden (siehe Bindegewebe), Exkretstoffe (siehe Enteroderm), Kryställchen u. a., die zum grossen Teil an die Nephridien abgegeben werden oder durch Ausstossung der Phagocyten selbst durch die Dorsalporen nach aussen gelangen.

Bei manchen Regenwurmarten kommen noch verschiedene eigenartige Formen von Lymphzellen vor, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Die spärlich vorhandenen Blutzellen in den Gefässen charakterisieren sich durch Kleinheit und, wie es scheint, konstantere Form.

IX. Annelida. D. Hirudinea.

Hirudo medicinalis L.

Uebersicht.

Der Querschnitt (Fig. 393) hat die Form einer bikonvexen Linse mit hoch gewölbter Rückenfläche und fast planer Bauchfläche. Die

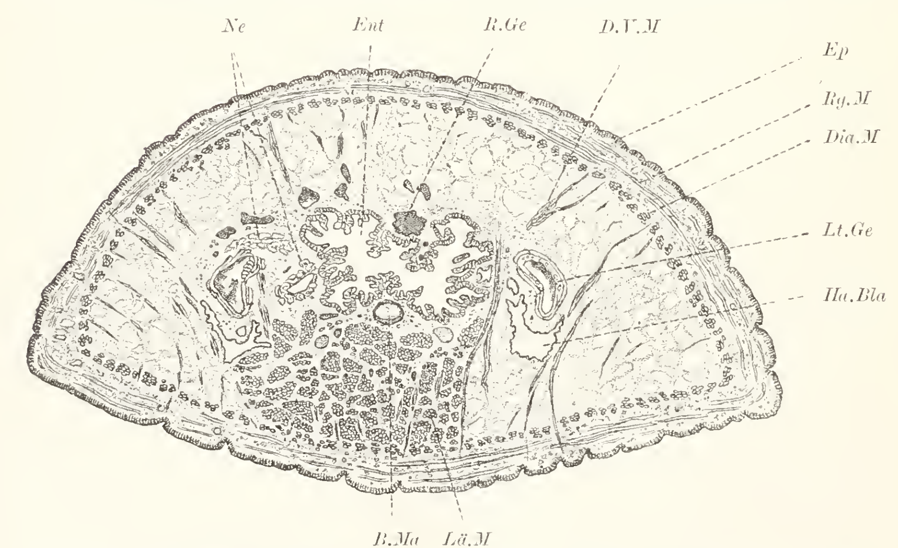


Fig. 393. *Hirudo medicinalis*, Querschnitt. *Ep* Epiderm, *Ent* Enteron, *B.Ma* Bauchmark, *Lä.*, *Rg.*, *Dia.* und *D.V.M* Längs-, Ring-, Diagonal- und Dorsoventralmuskulatur, *R.* und *Lt.Ge* Rücken- und Lateralgefäss, *Ne* Nephridium, *Ha.Bla* Harnblase.

seitlichen Kanten sind leicht abgerundet. Die Haut ist leicht gerunzelt durch feine Einkerbungen, die sich bei Kontraktionszuständen der Muskulatur vertiefen; die Ringelung des Körpers macht sich an Schnitten so gut wie nicht bemerkbar. Wir unterscheiden zu äusserst das Epiderm, das vom unterliegenden Füllgewebe unscharf gesondert

ist. Es besteht aus cylindrischen, ins Bindegewebe eingesenkten, Deckzellen, die nur distal zusammenstossen und eine dünne Cuticula tragen; ferner aus zwei Arten von Drüsenzellen, von denen die einen (Schleimzellen) als lange gewundene Schläuche bis in die Längsmuskulatur vordringen, während die anderen (Eiweisszellen) kürzere, aber umfangreichere, Kolben bilden. Das Centralorgan des Nervensystems, das Bauchmark, liegt weit vom Epiderm entfernt, einwärts von der Längsmuskulatur und medioventral unter dem Darm; es wird von einem Blutraume (ventraler Blutsinus) eingeschlossen, der einen Cölomrest vorstellt. Man unterscheidet am Bauchmark in segmentaler Folge rund und scharf umgrenzte Ganglien und zwischen diesen lange dünne Konnektive; von den Ganglien entspringen je zwei Paar von Seitennerven, welche auch eine kurze Strecke weit von Bluträumen begleitet werden.

Das Centrum des Schnitts nimmt das Enteron ein. Entsprechend der Gliederung des Bauchmarks zeigt auch das Enteron eine segmentale Gliederung, indem jedem Ganglion seitliche Ausbuchtungen des Darmrohrs entsprechen (Darmtaschen). Die Taschen ziehen sich gegen rückwärts zipfelartig aus, so dass sie auf Schnitten auch neben den kurzen intersegmentalen Abschnitten, in deren vorderem Bereiche, angetroffen werden. Das Enteroderm bildet ein niedriges Epithel, das in hohe, auf dem Querschnitt verästelte, vom Bindegewebe gestützte, Längsfalten gelegt ist. Bei völliger Erfüllung des Enterons mit Blut verstreichen diese Längsfalten.

Das Füllgewebe bildet eine kompakte Masse, in der die Leibeshöhle nur in Form von Kanälen oder sinusartigen Räumen entwickelt ist. Die Ektopleura (Hautmuskelschlauch) besteht aus einer äusseren Ring-, einer mittleren Diagonal- und einer inneren besonders starken Längsmuskellage. Alle Lagen sind in Muskelfaserbündel aufgelöst, zwischen denen Bindegewebe reichlich entwickelt ist. Das Enteron wird von einzelnen Längs- und Ringmuskelfasern, von denen die letzteren auswärts von den ersteren liegen, umgeben (Entopleura). Auch sie sind in reichliches Bindegewebe eingebettet, das ebenso wie das ektopleurale, unscharf in ein mittleres Bindegewebslager (Plerom) übergeht. Hier nimmt das sonst straff faserige Gewebe eine lockere, enchymartige Beschaffenheit an. Eine Mesopleura kommt vor in Gestalt dorsoventraler Muskelfasern, die am Epiderm des Rückens und Bauches unter pinselartiger Verzweigung enden. Sie bilden vor allem zwischen den Darmtaschen kräftige Faserbündel, während sie seitwärts einzeln oder nur in schwächeren Bündeln verlaufen. Eine disseppimentartige Anordnung liegt nirgends vor.

Im Plerom liegen die Nephridien, die Hauptgefässe und die Gonaden. Die Nephridien und Gonaden sind segmental, entsprechend den Ganglien und Darmtaschen, angeordnet; doch liegen die Gonaden am weitesten gegen vorn im Segment, im Bereich der intersegmentalen Darmeinschnürungen, und das Gleiche gilt für die Hodenschleifen der Nephridien, die den männlichen Gonaden angelagert sind. Der mittlere Segmentschnitt zeigt nur die Hauptschleifen der Nephridien zu beiden Seiten des sich erweiternden Darmes. Die Hauptschleifen sind hier in schräger Richtung durchquert; wir unterscheiden Anschnitte des Hauptkanales, der von den grossen Zellen des Schleifenkanals mit seinem verästelten, sehr engen Lumen um-

geben ist. Schnitte weiter rückwärts treffen allein die weite Harnblase, die durch einen kurzen Ausführungsgang ventral und seitwärts, in einiger Entfernung von den Seitenkanten, ausmündet. Die Harnblase zeigt gewöhnlich unregelmässig begrenzte Form, ist selten prall angefüllt und gedehnt; sie wird von einzelnen schräg geordneten Muskelfasern umgeben. Auf Schnitten weiter vorn sind die Hoden und dorsal, ihnen dicht anliegend, schmale Cölomräume getroffen, in welchen sich die eigenartigen Trichter finden (perinephrostomiale Räume); wieder den letztgenannten Räumen liegen die Hodenschleifen der Nephridien, die nach rückwärts mit den Hauptschleifen zusammenhängen, dorsal an und münden in sie ein (Nephrostomen).

Die mit einem Endothel ausgekleideten Leibeshöhlenräume (Cölomräume) setzen sich zusammen (Goodrich) aus dem schon erwähnten, das Bauchmark umschliessenden, unpaaren ventralen Sinus, von dem jederseits zwei Aeste abgehen; der eine davon erweitert sich zum Perinephrostomialsinus, der wieder einen Ast an das Nephridium abgiebt; der andere umschliesst zunächst den hinteren Seitennerven auf eine kurze Strecke und teilt sich dann in zwei Aeste, von denen der eine ventral verläuft und sich in das ventrale Hautkanalnetz auflöst, während der andere zum dorsalen Hautkanalnetz emporsteigt und sich mit ihm verbindet. Zur Leibeshöhle dürfte auch ein unpaarer Dorsalsinus über dem Darm zu rechnen sein. Es geht von ihm jederseits ein Zweig ab, der sich in das dorsale und dorsolaterale Hautkanalnetz auflöst; ferner ein Zweig, der sich am Darme verästelt. Der dorsale und ventrale Sinus kommunizieren am Vorder- und Hinterende des Tieres miteinander.

Die beiden Hautkanalnetze stehen mit entsprechenden Netzen des Blutgefässsystems in direktem Zusammenhang (Goodrich). Die Hauptgefässe liegen lateral vom Darm (Seitengefässe) und sind von mächtigen Ringmuskelfasern umgürtet. Sie geben dorsal und ventral Gefässe ab. Die ersteren senden einen Zweig (laterolaterales Gefäss) direkt zur Haut, wo er sich in das dorsale Hautgefässnetz auflöst; ein anderer Zweig (laterodorsales Gefäss) verbindet sich mit dem der Gegenseite über dem Rückensinus und steht auch zum dorsalen Netz in Beziehung, giebt zugleich aber auch Gefässe an den Darm ab, die sich mit den Darmästen des Dorsalsinus verbinden. Die ventralen (lateroabdominalen) Gefässe verbinden sich auch mit denen der Gegenseite und geben Aeste an die Nephridien, wie auch an die ventrale und ventrolaterale Hautregion (ventrales und ventrolaterales Hautgefässnetz) ab.

Die zur Peripherie aufsteigenden Kanäle und Gefässe bilden in der Muskulatur intramuskuläre Netze und unmittelbar unter den Hautgeflechten Ringkanäle und Ringgefässe, deren eine grosse Zahl auf jedes Segment kommen und die mehr oder weniger vollständig das Tier umgreifen. Mit dem intramuskulären Kanalgeflecht stehen die Bothryoidkapseln in Zusammenhang, die im Plerom dorsal, ventral und lateral, vorwiegend aber lateral, angehäuft sind und durch ihre gelb- oder braunkörnigen dicken Wandzellen scharf hervortreten. Gelegentlich ist auch die Verbindung der Kapseln mit Gefässen nachweisbar; ferner stehen sie ventral mit dem Perinephrostomialsinus in direktem Zusammenhang. Sie repräsentieren Teile des Cöloms, in denen das Cölothel als Chloragogengewebe entwickelt ist.

Epiderm.

Dreierlei zum Epiderm (Fig. 394) gehörige Zellarten sind überall leicht zu unterscheiden: Deckzellen, Schleimzellen und

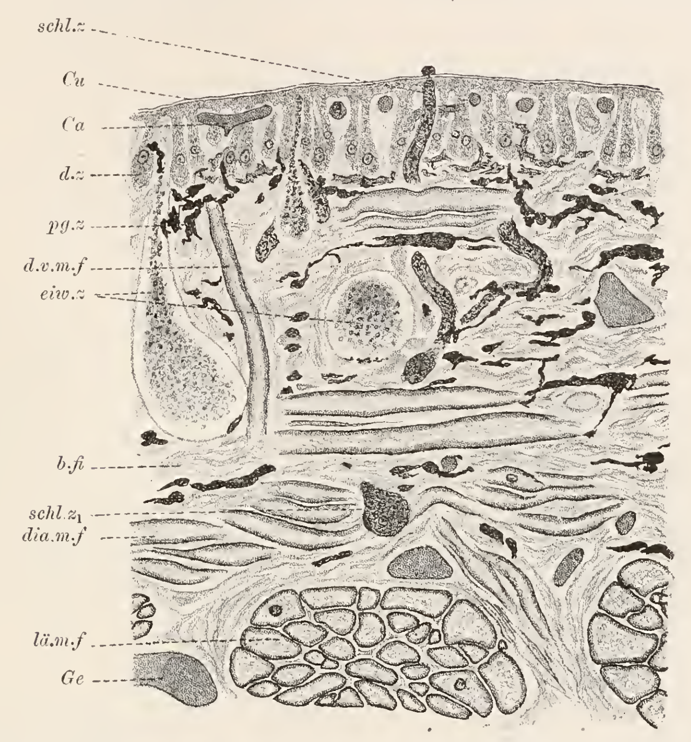


Fig. 394. *Hirudo medicinalis*, Hautschnitt. *Cu* Cuticula, *d.z* Deckzelle, *schl.z* Schleimzelle, *schl* z_1 desgl, kolbiges Ende, *eiw.z* Eiweisszellen, *pg.z* Pigmentzelle, *b.fi* Bindefibrillen, *Ca* Capillare, *Ge* Gefäss, *lä.*, *dia.*, *d.v.m.f* Längs-, Diagonal-, Dorsoventralmuskelfaser (die cirkulären sind nicht bezeichnet).

Körnerzellen. Sinneszellen finden sich nur zu Sinnesorganen zusammengefügt, in den sog. Tastkegelchen, welche sich über die Segmente verstreuen.

Die Deckzellen stehen untereinander nur im peripheren Bereich in direkter Berührung. Sie bilden distal eine dünne Platte (deckender Zellteil), die sich ziemlich plötzlich zum schmalen, basal leicht kolbig geschwellten, aufrechten Zellteil verschmälert. Von den benachbarten Platten ist sie durch Schlussleisten getrennt. Sie trägt distal die dünne Cuticula; unter dieser erkennt man, getrennt durch einen hellen Aussensaum, bei Heidenhain-Färbung eine feine schwarze Punktreihe (äussere Körner), von welcher Fäden abwärts verlaufen, die sämtlich in den aufsteigenden Zellteil eindringen und hier zur abgerundeten Basis an besonders günstigen Präparaten, wenn auch undeutlich, zu verfolgen sind. An manchen Präparaten sind helle dünne Kanälchen, wie bei *Lumbricus*, in der Platte nachweisbar, die mit den Lymphspalten des Bindegewebes kommunizieren. Im aufsteigenden Zellteil liegt basal der ovale Kern, in dem ein einseitig gelegener Nucleolus deutlich hervortritt.

Die Schleim- und Eiweisszellen zeigen nichts Besonderes. Während erstere sehr lange Schläuche von vielfach gewundenem Verlaufe darstellen, die tief in das Bindegewebe, zum Teil bis zwischen die Längsmuskelbündel, sich einsenken und basal mit plumpem kolbigem Zellkörper enden, sind die Eiweisszellen viel kürzer und gedrungener, meist deutlich flaschenförmig und von beträchtlichem Umfange. Der stark abgeplattete Kern liegt bei beiden Arten ganz basal, in einer dünnen Theka. Das Sekret beider Zellarten ist im reifen Zustande normaler Weise körnig, besonders grobkörnig in den Eiweisszellen; doch bietet es in der vielfach beschriebenen Weise (siehe Turbellarien, *Lumbricus*), bei mehr oder weniger intensiver Verquellung verschiedene Bilder. — Die Entleerung des Sekrets erfolgt durch Poren der Cuticula, die für die Schleimzellen besonders eng sind (Fig. 394).

Sinneszellen. Die Sinneszellen liegen in Bündeln beisammen in den sog. Tastkegelchen. Sie sind von langer, schlanker, fast fadenförmiger Gestalt, werden durch den länglichen, tief gelegenen Kern geschwellt und ziehen sich basal in eine Nervenfaser aus, die in das Bauchmark eintritt. Nach Apathy findet sich in jeder Zelle eine kräftige Neurofibrille, die sich am Kern in ein lockeres Gitter auflöst und jenseits desselben, auf ihrem Wege zur Peripherie, feine Aeste abgiebt, die nach aussen treten und zwischen den Zellen ein intraepitheliales Gitter, an dem sich auch freie Terminalen sensibler Zellen beteiligen dürften, bilden sollen. Der in der Zelle verbleibende Endabschnitt der Fibrille tritt in den vorhandenen schlanken und zugespitzten Taststift der Zelle ein, wo er bis ans Ende desselben nachweisbar ist.

Bauchmark.

Das Bauchmark besteht aus segmental gelegenen dick linsenförmigen, auf Frontalschnitten kreisrunden, auf Sagittal- und Querschnitten dorso-ventral abgeplatteten, Ganglien, von denen jederseits ein paar dicht benachbarte Seitennerven abgehen; ferner aus den dünnen, langgestreckten Konnektiven. Wie schon erwähnt, liegen das Bauchmark und die Wurzeln der Seitennerven im ventralen Cölomsinus und in von diesem abgehenden Kanälen eingeschlossen; die übrigen Teile des Nervensystems verlaufen im Bindegewebe.

Das Bauchmark wird von einer dicken straffen Bindegewebsschicht (äussere Neurallamelle) umgeben, die sich auf die abgehenden Seitennerven fortsetzt und am Ende der erwähnten Cölomkanäle direkt in das anliegende Bindegewebe übergeht. Das Konnektiv besteht aus zwei dicken lateralen Fasersträngen, zwischen die sich ein kleiner medioventraler Strang (sog. Faivrescher Nerv) einschiebt. In der Nähe der Ganglien dringt die Lamelle in die Faserstränge septenartig vor und löst sie in Bündel auf, deren Zahl gegen die Ganglien hin zunimmt, während zugleich die Septen immer dünner werden und schliesslich, bei Beginn des Ganglions, einen inneren, an Dicke zunehmenden Raum (Neuropil) freilassen, zuletzt auch peripher verstreichen und nur noch eine dünne Hülle im Umkreis der Faserstränge bilden (innere Neurallamelle), die von der äusseren durch die in Umkreis der Stränge auftretenden Nervenzellen getrennt wird. Verbindungen erhalten sich in Gestalt eines breiten mediodorsalen und zweier schmaler ventrolateraler Längssepten;

ausserdem ist in der Ganglienmitte ein queres ventrales Septum vorhanden. Durch diese Septen werden die Nervenzellen, welche die innere Neurallamelle umgeben, in sechs Gruppen (Nervenzellpackete) verteilt, von denen zwei Paar lateral und zwei einzelne ventral hintereinander gelegen sind. Die Fortsätze der meist unipolaren Zellen dringen durch die innere Lamelle in die Faserstränge ein. Die Zellen sind von Gliafasern und von lockerem Hüllgewebe umgeben.

Die Neurallamellen bestehen aus Fasergewebe und zeigen dicht gedrängt verlaufende, von einer spärlichen Grundsubstanz zusammengehaltene, Bindefibrillen und zwischen diesen einzelne kleine spindel- oder sternförmige Zellen mit länglichem Kern und langen dünnen Fortsätzen. Eine konzentrische Schichtung ist durch die Anordnung der Bindefibrillen und Zellspindeln meist deutlich ausgeprägt. In der äusseren Lamelle des Bauchmarks und auch der Nervenwurzeln, ferner in dem breiten dorsalen Längsseptum, finden sich längsverlaufende Muskelfasern von derselben Form wie sonst im Körper, nur von geringeren Dimensionen, eingelagert.

Am Ganglion sind die Nervenfaserstränge beträchtlich verdickt und bestehen aus einer äusseren Zone longitudinal verlaufender Nervenfasern und aus dem centralen, stark entwickelten, Neuropil, in welchem sich die zarten nervösen Lateral-, Terminal- und rezeptorischen Verzweigungen zum sog. Elementargitter (Apathy) vereinen. Beide Faserstränge stehen im Ganglion untereinander in breiter Verbindung (Kommissur), die einerseits durch direkten Zusammenhang beider Neuropile, andererseits durch quer verlaufende Axone vermittelt wird, die sich von den Nervenzellen der einen Seite zum Faserstrang der anderen Seite begeben, um hier in longitudinalen Verlauf umzubiegen oder durch einen Seitennerven nach auswärts zu ziehen. Der medioventrale Strang, der im Ganglion in mittlerer Höhe zwischen den lateralen Hauptsträngen liegt, wird von den genannten Verbindungen dorsal und ventral umgriffen und beteiligt sich durch Abgabe und Aufnahme von Fasern selbst an der Kommissurenbildung.

Die vom Ganglion abgehenden Seitennerven sind an der Wurzel von den Konnektiven kaum zu unterscheiden, da auch hier die Lamelle die Faserstränge septenartig in Bündel zerlegt.

Die fast durchwegs unipolaren Nervenzellen (Fig. 395) sind zum Teil von kolossaler Grösse. Sie verteilen sich in den Fächern, welche vom dorsalen und von beiden lateroventralen Septen zwischen der äusseren und inneren Neurallamelle gebildet werden, in sechs breiten Packeten, von denen drei der vorderen und drei der hinteren Ganglionregion angehören. Die kolbigen Zellkörper liegen ungleich weit von der inneren Lamelle, durch welche hindurch der immer scharf vom Zellkörper abgesetzte Fortsatz (Axon) in die Faserstränge eintritt. Auch die eventuell vorhandenen Rezeptoren setzen sich vom Zellkörper scharf ab, beeinflussen also die Zellform wenig. Im Faserstrang verläuft der Axon entweder direkt zu einer gegenüberliegenden Nervenwurzel oder er biegt in die Längsrichtung um und gelangt derart in die Konnektive. Wieder in anderen Fällen spaltet er sich in zwei oder drei Axone, von denen jeder das Ganglion auf verschiedenem Wege verlassen kann. Einzelne Axone verbleiben im Bauchmark, geben hier im Neuropil Lateralen ab und lösen sich in Endverästelungen auf; die anderen gelangen schliesslich zur Muskulatur, wo sie sich gleichfalls in

Terminalen auflösen (siehe unten). Vom Anfangsteil der Axone entspringen beim Eintritt ins Neuropil receptorische Fortsätze, die sich reich verästeln.

Das Sarc der Nervenzellen besteht aus einer hellen Zwischensubstanz mit reichlich eingestreuten feinen, leicht sich tingierenden,

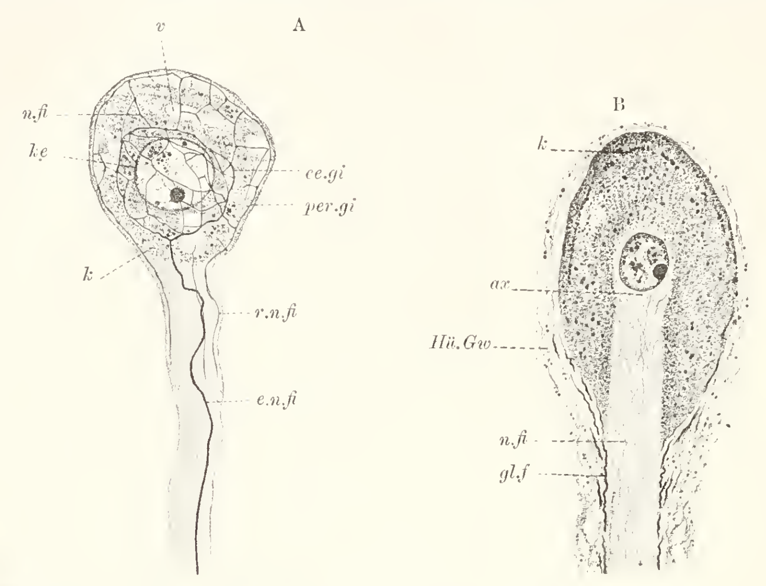


Fig. 395. *Hirudo medicinalis*, Nervenzellen, A kleiner, B grosser Typus. *ke* Kern, *ax* Axonursprung, *n.fi* Neurofibrillen, *k* Neurochondren, *r.* und *e.n.fi* receptorische und effektorische Neurofibrille, *ce.* und *per.gi* centrales und peripheres Zellgitter, *gl.f* Gliafasern, *Hü.Gw* Hüllgewebe. A nach Apathy und eigenen Präparaten.

basophilen Körnchen (Neurochondren) und mit eingelagerten Neurofibrillen. Die Körnchen erfüllen entweder den ganzen Zellleib, mit Ausnahme der Ursprungsstelle des Hauptfortsatzes, oder sie fehlen in einer schmalen den Kern umgebenden Perinuclearzone. Hier finden sich nur allerfeinste, sich nicht tingierende, Granulationen, wie sie auch der Zwischensubstanz des Axons (sog. Perifibrillärsubstanz) zukommen. Die helle Perifibrillärsubstanz des Axons steht entweder in direkter Verbindung mit der Perinuclearzone, wobei sie sich vom körnigen Sarc scharf absetzt, oder sie endet am Zellkörper oder dringt wenigstens ein Stück in das Sarc vor (Ursprungskegel).

Das Hyalom des Sarcs enthält vielfach, besonders in den kleineren Zellen, helle Kanälchen, welche meist der mittleren Zone der Zelle angehören und mit den Lymphspalten des Hüllgewebes zusammenhängen. In manchen Fällen ordnen sich die Kanälchen, wohl beeinflusst durch die Lage der Fibrillengitter (siehe unten), in zwei Schichten an (innere und äussere Alveolarzone Apathy's), die aber untereinander zusammenhängen. In den Kanälchen kommen Granulationen vor. Ihre Begrenzung wird von den Körnern und Fibrillen des Sarcs gebildet. Ueber eindringende Fasern siehe bei Glia und Hüllgewebe. In der Perinuclearzone beobachtete Apathy gelegentlich einen kleinen rundlichen, von einem hellen Hofe umgebenen, Körper (Centrochonder?).

Im Sarc verlaufen die Neurofibrillen, welche besonders bei Vergoldungen (Apathy) scharf hervortreten. Sie bilden in der Umgebung des Kerns Geflechte, sog. Zellgitter, die entweder nur lose entwickelt sind (kolossale Zellen) oder sich in ein peripher gelegenes Aussengitter und ein den Kern umgebendes Innengitter zerlegen (meiste kleinere Zellen). Beide Gitter stehen durch Fibrillen in Zusammenhang; sämtliche Gitterfibrillen strahlen in den Axon ein. In diesem ist entweder die Anordnung der Fibrillen eine gleichmässige, lockere (kolossale Zellen), oder man unterscheidet eine stärkere axiale Fibrille und feinere periphere, die in die entsprechend gelegenen Gitter übergehen (meiste kleinere Zellen). Aus dem Eintritt der peripher verlaufenden Fibrillen in die nahe am Zellkörper entspringenden Nebenfortsätze des Axons lässt sich schliessen, dass es zuleitende Fibrillen sind, während die axialen stärkeren Fibrillen sich direkt zur Muskulatur begeben, also ableitende sind. In den grossen Axonen und Zellen lassen sich beiderlei Fibrillen, da sie sich locker verteilen und gleichartig ausgebildet sind, nicht ohne weiteres unterscheiden.

Die feinsten Neurofibrillen dürften Elementarfibrillen vorstellen (Apathy) und sind als ungemein lange Zellfäden (Sarcolinen) von spezifischer Beschaffenheit aufzufassen (siehe im allg. Teil, Cytologie). Die stärkeren Fibrillen, vor allem die erwähnten ableitenden, sind Summen innig aneinander gefügter Elementarfibrillen, die sich früher oder später wieder in ihre feinsten Elemente auflösen. In den Zellgittern treten die Elementarfibrillen verschiedener Herkunft direkt in mannigfaltige Beziehung zu einander. Die Innigkeit dieser Beziehungen, welche sich eben in der Bildung dichter Gittermaschen dokumentiert, unterscheidet die Hirudineen auffallend von den Vertebraten, wo die Fibrillen sich im Zellleib nur mischen und immer gesondert erscheinen.

Der Kern ist von Kugelform und liegt mitten im Zellleib. Er ist besonders bei den Kolossalzellen im Verhältnis zu letzterem nicht sonderlich umfangreich. Neben einem grossen, einseitig der Wand anliegenden, Nucleolus enthält er wenig Nucleinkörner, die sich einem lockeren Gerüst anfügen.

In den Fasersträngen des Bauchmarks sind nach den Befunden von Retzius u. a. drei Arten von Nervenfasern vorhanden. Die einen sind motorische Fasern, welche aus dem Bauchmark durch die Nervenwurzeln austreten und zur Muskulatur verlaufen. Ein weiterer geringer Teil der Fasern entstammt gleichfalls Nervenzellen des Bauchmarks, verlässt aber das Bauchmark nicht, sondern löst sich hier in Endverästelungen auf (Schaltfasern). Die dritten sind sensible Fasern, die von aussen durch die Nervenwurzeln in die Ganglien eintreten, sich hier **T**-förmig teilen und in verschiedener Entfernung vom Teilpunkt in Endzweige auflösen, auch Lateralen abgeben. Sie stammen zum Teil jedenfalls von den geschilderten Sinneszellen, zum Teil stellen sie aber wohl auch centripetale Fortsätze von Nervenzellen dar, die in den peripheren Nerven eingebettet sind und deren Bedeutung fraglich bleibt.

Gliazellen. Die Gliazellen sind kolossale Elemente, die als Konnektiv- und Medialzellen bezeichnet werden. Jedem Ganglion kommen zwei Medialzellen, jedem Konnektiv zwei Konnektivzellen, zu. Die Medialzellen finden sich hintereinander in der ventralen medialen

Längslinie des Ganglions, in die innere Lamelle eingelagert, und bilden riesige flach-sternförmige Zellkörper, deren Lage ungefähr den beiden Nervenwurzelpaaren entspricht. Der Zellkörper zeigt ein helles, von gewundenen Fibrillen durchsetztes Sarc, das einen ovalen grossen Kern umschliesst und sich in eine Anzahl breiter, aber rasch sich verjüngender, zipfelförmiger Fortsätze auszieht. Peripher sind die Zellkörper und Fortsätze von einem dünnen Mantel leicht schwärzbarer Fibrillen umgeben, die sich zu Gliafasern sammeln; auch die im Sarc gelegenen Fibrillen treten in die Gliafasern ein; sie schwärzen sich in der Zelle gleichfalls, wenn auch nicht so stark als die peripher gelegenen. Viele der Gliafasern dringen in die Faserstränge ein und verlaufen hier gewunden, ohne dass ihre Endigung zu ermitteln wäre; andere dagegen, und zwar ziemlich kräftige, durchsetzen die innere Lamelle gegen aussen hin und ziehen längs der Axone zu den Nervenzellen, in deren Umgebung sie lose Geflechte bilden (innere Gliazone Apathy's), ja sie dringen mit ihren Enden auch zum Teil in das Sarc der Nervenzellen, bis gegen den Kern hin, ein (Rohde, Apathy). Der Kern der Medialzellen ähnelt in seiner Beschaffenheit dem der Nervenzellen, nur ist der Nucleolus grösser, aber auch einseitig der Kernmembran angelagert.

Während die beiden Medialzellen die Ganglien mit Gliafasern versorgen, finden sich in den Konnektiven gleich riesige Elemente, von denen auf jeden Faserstrang eines Konnektivs, auf die ganze Strecke zwischen zwei Ganglien, nur ein einziges kommt (sog. Konnektivzellen, Fig. 396). Der Zellkörper ist von derselben histologischen Struktur, wie der der Medialzellen, aber von lang-spindeliger Form. Der Gliamantel besteht aus längsverlaufenden Fibrillen, die in eine Unmenge von Fasern ausstrahlen, deren Verhalten sehr bemerkenswert ist. Sie ordnen sich regelmässig an zu radial gestellten Längssepten, welche die Nervenfasern in scharf gesonderte keilförmige Gruppen zerlegen. Die Länge eines solchen Septums ist eine enorme. Auf Längsschnitten erscheint es punktiert, besteht also aus dicht hintereinandergestellten Fasern, die gegen die Peripherie ausstrahlen und mit den Enden an der Neurallamelle inserieren. Axialwärts sammeln sich die Fasern zu derben Strängen, die auf die Zellenden zulaufen und sich hier sowohl in die Fibrillen des Gliamantels auflösen, als auch in den Zellkörper selbst eindringen und diesen durchsetzen. Der Kern wird von einer einfachen Schicht von Körnern umgeben, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen.



Fig. 396. *Hirudo medicinalis*, Connectivquerschnitt. *gl.z* Gliazelle (sog. Connectivzelle), *gl.f* septenartig gestellte Gliafasern, *n.f* Nervenfasern, *ke* Kern einer Hüllzelle.

Hüllgewebe. Das Hüllgewebe ist in zweierlei Form ausge-

bildet. Es besteht einerseits aus acht riesigen Zellen, welche innerhalb der Nervenzellpackete der Ganglien liegen, andererseits aus vielen kleinen Zellen, die überall im Bauchmark und in den Nerven in lockerer Verteilung nachweisbar sind. Letztere Zellen dürften als das typische Hüllgewebe aufzufassen sein. Sie wurden in unmittelbarer Umgebung der Nervenzellen als kleine reich verästelte Elemente nachgewiesen, welche die Nervenzellen innig umspinnen und wohl auch Fortsätze in dieselben, gleich den Gliafasern, einsenden.[1]) Bei kombinierter Eisenhämatoxylin-Orangefärbung werden sie, wie das Bindegewebe, gelb gefärbt, während die Gliafasern sich intensiv schwärzen und die nervösen Teile einen lichten grauen Ton annehmen. Man sieht dann innerhalb der Faserstränge jede Nervenfaser von einer zarten gelblichen Scheide umgeben, die insgesamt untereinander zusammenhängen; ferner treten die Querschnitte dicker gelber faseriger Bündel hervor, die in der ventralen Ganglienhälfte entwickelt sind und nicht in die Konnektive übergehen. Beiderlei Elemente gleichen strukturell den faserigen dicken Hüllen der Nervenzellen, in welchen die erwähnten Hüllzellen nachgewiesen wurden, durchaus; auch liegen darin die übrigen erwähnten kleinen Kerne, so dass wir derart ein reich entwickeltes Hüllgewebe in den Fasersträngen vorfinden, ohne jedoch die Form der einzelnen Hüllzellen genauer bestimmen zu können.

Die Form der acht riesigen Hüllzellen ist gleichfalls eine reich verästelte. Zellkörper und Fortsätze zeigen eine fädige Struktur; der erstere ist reich an eingelagerten Körnern, die sich leicht schwärzen, während die Fäden immer hell bleiben, also keine Gliafibrillen repräsentieren. Die Fortsätze umspinnen die Nervenzellen und scheinen in erster Linie die Verpackung derselben zu bewirken. Ob sie in die Faserstränge eindringen, konnte nicht festgestellt werden. Der grosse Kern ähnelt denen der Nerven- und Gliazellen.

Enteroderm.

Das Enteroderm besteht aus einer einzigen Art Zellen (Nährzellen) von niedrig cylindrischer Form, mit abgerundetem basalem Ende, das oft leicht kolbig verdickt in das anliegende Bindegewebe vorspringt, und mit flachem distalem Ende, welch letzteres einen niedrigen Stäbchensaum trägt. Wimpern scheinen nirgends vorzukommen. Das Sarc zeigt ein lockeres Gerüst von zart schaumigem Charakter und erscheint hell infolge völligen Mangels an körnigen Einlagerungen oder bei nur distal deutlicher Körnelung. Die Kerne liegen basal, sind bläschenförmig und enthalten neben geringen Mengen an Nucleom einen runden, einseitig an der Membran gelegenen, Nucleolus.

Muskulatur.

Ueber die Verteilung der Muskulatur wurde schon in der Uebersicht gesprochen. Zu unterscheiden sind im Hautmuskelschlauch äussere cirkuläre, mittlere sich kreuzende, diagonale und innere longitudinale Fasern, die in Bündeln angeordnet und von dünnen Binde-

[1]) Mit Apathy werden die hier geschilderten kleinen sternförmigen Hüllzellen nicht als Nervenzellen gedeutet (gegen Holmgren u. a.) und sämtliche Neurofibrillen der umsponnenen Nervenzellen als zu diesen gehörig angesehen.

gewebsscheiden umgeben sind. Der Darm hat zartere Fasern als die Ektopleura; sie bilden einzeln gestellt eine sehr lockere innere Längs- und etwas dichtere äussere Ringmuskellage. Ferner sind zu erwähnen die starken dorsoventralen Fasern und die kräftigen Ringfasern der Seitengefässe; schwächer sind die Muskelfasern der übrigen kontraktilen Gefässe, sowie die der Harnblase und des Bauchmarks.

Die Muskelfasern sind im wesentlichen überall gleich ausgebildet. Sie gleichen langen, auf dem Querschnitt runden oder abgeplatteten (Bauchmark, schwächere Hauptgefässe) Schläuchen mit kontraktiler Rinde und innerer reich entwickelter Sarcachse, in der ein länglicher Kern eingebettet ist. Dieser charakteristische Bau gab Anlass zur Aufstellung des Hirudineentypus der Muskelzellen, im Gegensatz zum Nematodentypus, für welchen einseitige Oeffnung der kontraktilen Rinde und bruchsackartiges Hervortreten eines Zellkörpers bezeichnend ist. Die Fasern laufen meist am Ende spitz aus; nur die dorsoventralen Fasern teilen sich pinselartig in feine Endzweige, die bis ins Epiderm vordringen.

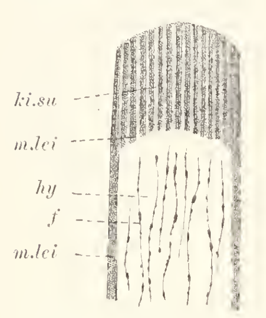


Fig. 397. *Hirudo medicinalis*, Stück einer Muskelfaser. *m.lei* Muskelleiste, *ki.su* Kittsubstanz, *hy* Hyalom, *f* Faden mit Desmochondren.

Die Sarcachse (Fig. 397) ist deutlich längsfädig struiert. In einer reich entwickelten hyalinen Zwischensubstanz verlaufen in lockerer Anordnung wellig Fäden, die durch schwärzbare Körnchen (Desmochondren) geschwellt werden. An günstigen Längsschnitten kann man die Fäden gut verfolgen. Sie laufen am hellen Kern vorbei, der arm an Nucleom ist, doch einen länglichen, oft eigenartig geformten Nucleolus einseitig an der Membran enthält. Andere Körner als die erwähnten, an die Fäden gebundenen, scheinen nicht oder wenigstens nicht immer vorzukommen.

Die kontraktile Rinde setzt sich aus schmalen, radial und dicht nebeneinander gestellten Leisten zusammen, deren jede wieder aus einreihig geordneten Myofibrillen besteht. Die Myofibrillen verlaufen gestreckt, sind völlig glatt umrandet, und färben sich intensiv mit Eisenhämatoxylin und Säurefuchsin. Sie sind etwas dicker als die Sarcfäden, stellen wohl aber Elementarfibrillen vor.

Die Innervierung der Muskelfasern (Fig. 398) erfolgt (Apathy)

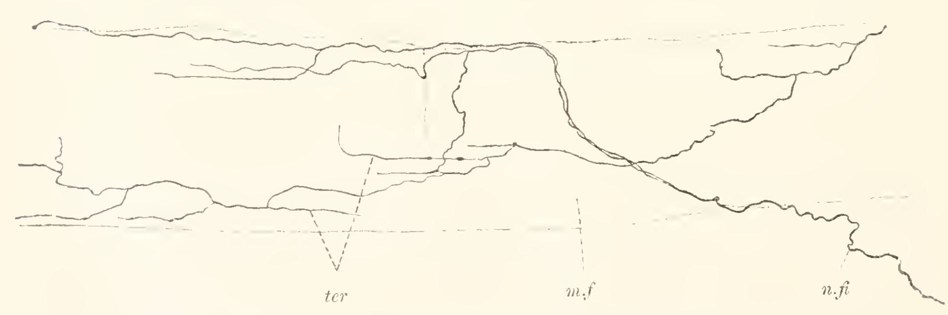


Fig. 398. *Pontobdella*, Innervierung einer Ringmuskelfaser des Darms Nach Apathy. *m.f* Muskelfaser, *n.fi* Neurofibrille, *ter* Endigungen (?) derselben.

unter Auflösung der in den nervösen Terminalen enthaltenen Neurofibrillen in ihre Elementarfibrillen, welch letztere in die Muskelfasern eindringen, sich hier zwischen den Fibrillenleisten verteilen, auch die Sarcachse durchsetzen und, wie es scheint, endigen.

Bindegewebe.

Das Bindegewebe ist reich entwickelt. Es hat im allgemeinen, vor allem in der Ektopleura und in unmittelbarer Umgebung des Darms und anderer Organe, den Charakter eines echten Fasergewebes, während im Plerom Enchym reichlich vorkommt. Ausser den Bindezellen liegen im Bindegewebe Fettzellen, Pigmentzellen, das sog. Gefässfasergewebe, die Bothryoidkapseln und die Gefässe.

Die Bindezellen (Fig. 399) sind am Besten im Plerom zu studieren. Sie sind von ziemlich beträchtlicher Grösse, meist lang strangförmig ausgezogen und relativ wenig verästelt; dafür sind die Fortsätze gleichfalls sehr lang und teilen sich wieder in feine, ebenfalls lange Zweige. Letztere stellen vermutlich die Endfortsätze vor, doch sind Enden nicht sicher zu erkennen. Ebenso bleibt es fraglich, ob die Fortsätze untereinander zusammenhängen; nirgends konnte ein Zusammenhang mit Sicherheit konstatiert werden.

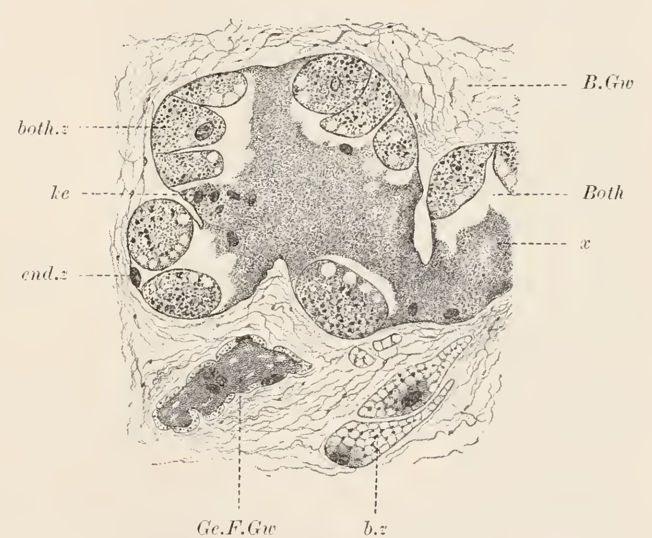


Fig. 399. *Hirudo medicinalis,* Stück aus Plerom. *Both* Bothryoidkapsel, *Ge.F.Gw* Gefässfasergewebe, *B.Gw* Bindegewebe, *b.z* Bindezelle, *both.z* Bothryoidzelle, *end.z* Endothelzelle, *ke* Kerne von Blutzellen, *x* Blutgerinnsel

Eine ganze Zelle zu überschauen ist unmöglich, weil sie sich über ein grosses Terrain ausbreitet. Charakteristisch ist die Wahrung gleichen Durchmessers an den Zellkörpern und Fortsätzen auf lange Strecken hin. Es kommen auch kurze, plumpgeformte Zellen vor, die zu mehreren reihenweiss hintereinander liegen.

Das Sarc ist auffällig gekennzeichnet durch wabige Anordnung des Gerüstes. Die hellen engen Alveolen liegen in Reihen hintereinander und zeigen kleine schwärzbare Körner oder Gruppen solcher in den Knotenpunkten der Wandungen. Genaue Untersuchung zeigt, dass Gerüstfäden, die wellig verlaufen und durch Desmochondren verbunden werden, die Wandungen bilden; Körner anderer Art kommen nicht vor. Im Umkreis, vor allem einseitig, vom kleinen, dunkel färbbaren und mit einem runden Nucleolus versehenen, Kern ist das Sarc

dicht struiert. In den Fortsätzen sind stellenweis die Fäden deutlich zu unterscheiden und ihre Anordnung eine gleichmässige; besonders in den Endfortsätzen sieht man eine oder ein paar wellig verlaufende Fibrillen von glatter Beschaffenheit, die sich intensiv schwärzen und durch den ganzen Fortsatz zu verfolgen sind, in vielen Fällen ihn wohl auch allein bilden. Derartige Fibrillen erinnern ihrer Form nach sehr an Neurofibrillen; doch ist ihre Zugehörigkeit zu den Bindezellen leicht festzustellen.

Die Bindezellen samt ihren Fortsätzen liegen im Plerom in einem reichlich entwickelten Enchym, erscheinen jedoch meist eingescheidet von einem dünnen Ueberzug einer filzig-faserigen Bindesubstanz, die die Zellen untereinander verbindet und derart ein Flechtwerk bildet, dass sich mit der van Gieson-Methode rot färbt. Bei Eisenhämatoxylinschwärzung bleibt die Bindesubstanz fast farblos und das Sarc hebt sich deutlich ab. Lokal ist das Enchym erfüllt von einer zarten Granulation, die sich mit Hämatoxylin und Toluoidin blau färbt und als eine Art von köruiger Grundsubstanz aufgefasst werden muss. In der unmittelbaren Umgebung der Organe und zwischen der Muskulatur, vor allem subdermal, ist das Enchym nur spärlich entwickelt; dagegen treten die Bindefibrillen reichlich auf und bilden ein dichtes typisches Fasergeflecht, das auch die soliden Grenzlamellen liefert.

Im Plerom kommen rundliche helle Zellen von Bläschenform vor, deren Inhalt durch Osmiumsäure geschwärzt wird; es sind Fettzellen mit grossen Fetttropfen.

Der Hautmuskelschlauch enthält reichlich Pigmentzellen, die sich vor allem unter dem Epiderm anhäufen und reich verästelt sind. Das Sarc ist von gelbbraunen, gleichmässig grossen Körnchen ganz erfüllt (siehe Gefässfasergewebe).

Gefässfaser- und bothryoides Gewebe. Vorwiegend im Plerom, in geringerer Menge auch in der Ektopleura, finden sich im Bindegewebe die Stränge des Gefässfasergewebes (Ray Lankaster); das bothryoide Gewebe (Gratiolet), ist auf das Plerom beschränkt (siehe Uebersicht). Wir betrachten zunächst das Erstere. Das Gefässfasergewebe besteht aus langen vielkernigen Strängen, an denen man erstens eine längsfädig struierte, leicht färbbare (basophile) Achse mit mehreren oder vielen Kernen, manchmal auch mit engen spaltartigen Hohlräumen, und zweitens einen in Längswülsten ausgebildeten äusseren Körnerbelag, ohne oder mit nur vereinzelten Kernen, unterscheidet. Die Stränge zeigen nicht überall die gleiche Form; man trifft auch plumpere Gebilde, in denen feine Spalträume gewöhnlich zu erkennen sind; es legen sich auch solche Stränge der Länge nach aneinander. Die äusseren körnigen Wülste stimmen hinsichtlich der Körnelung durchaus mit den Pigmentzellen überein. Kleine gelbbraune Körner liegen dicht in Längsreihen nebeneinander; man kann gelegentlich Gerüstfäden erkennen, an denen sie sich verteilen. Die vorhandenen Kerne sind länglich bläschenförmig und zeigen einen deutlichen Nucleolus. Nicht selten trifft man auf Stränge, wo die Körnerwülste lokal sich von der Achse entfernen, was sich wohl nur aus einer Anlagerung der Wülste an die Achse erklärt. Somit scheint es als wären die Wülste aus Pigmentzellen hervorgegangen, wenngleich im einzelnen ihre Entstehung, besonders die der Achse, fraglich bleibt; von Bourne wurde auf diese Beziehung der Stränge zu den Pigmentzellen nachdrücklich hingewiesen. Wo die Stränge plumpere Form

annehmen, sind die Wülste zu länglichrunden Massen verkürzt, welche buckelförmig vorspringen (siehe bei bothryoidem Gewebe).

In der Achse der dünnen Stränge sind longitudinale gestreckt verlaufende Fibrillen und an diesen ansitzend schwärzbare Körnchen (Desmochondren) gut zu erkennen; dagegen nimmt die Achse in den plumperen Strängen einen mehr homogenen Charakter an, indem zwischen den nur undeutlich erkennbaren Fibrillen eine stark färbbare gerinnselartige Substanz sich ausbreitet. In letzterer treten die erwähnten Spalträume auf. Sie enthalten lokal reichlich Kerne, die von spindeligen Sarctrümmern umgeben sind und einzeln oder gruppenweis nebeneinander liegen. Aus solch gedrungenen, mehr und mehr sich ausweitenden, Gefässfasersträngen gehen die bothryoiden Kapseln hervor.

Das bothryoide Gewebe besteht aus Kapseln von verschiedener, aber geringer, Weite, die sich in Cölomkanäle fortsetzen. Sie können auch direkt in den perinephrostomialen Sinus einmünden; auch mit Gefässen wurden Verbindungen konstatiert. Ein Cölomkanal erscheint geschwellt zu kapselartigen Räumen, die sich durch die Beschaffenheit ihrer Wand von der übrigen Kanalwand wesentlich unterscheiden. Es sitzen im Umkreis des Lumens, dicht nebeneinander oder durch Lücken getrennt, grosse halbkugelförmige oder auch konisch vorspringende Zellen, die gewöhnlich ganz erfüllt von gelbbraunen Körnern sind. Neben den genannten Körnern treten noch andere auf, so dass das Aussehen dieser Körnerzellen beträchtlich schwankt. Es finden sich Körner, die sich mit Hämatoxylin leicht färben; sie liegen besonders im basalen Zellbereich und können ziemlich gross werden. Auch die Grösse der gelbbraunen Körner schwankt; es können aus ihnen umfangreiche glänzende Kugeln hervorgehen, die nur in geringer Zahl vorkommen. Die Körner liegen in einem vom Gerüst gebildeten Maschenwerk, das auch ziemlich grosse Alveolen enthalten kann. Der runde helle Kern, mit deutlichem, einseitig gelegenem, Nucleolus, findet sich meist in der Mitte der Zelle oder auch dem Kapsellumen genähert.

Die nicht von den Körnerzellen eingenommenen Wandflächen zeigen platte umfangreiche Endothelzellen, deren Sarc bei Eisenhämatoxylinschwärzung dunkle Bänder von cirkulärem Verlaufe mehr oder weniger deutlich erkennen lässt. Die Bänder stellen ohne Zweifel platte Bündel von Muskelfibrillen vor, wie sie auch zumeist den Endothelzellen des Cöloms und der Gefässe zukommen (siehe unten). Die Kerne sind abgeflacht und liegen den Bändern innen an. Gelegentlich springen die Zellkörper konisch in das Lumen vor und dementsprechend ist auch der Kern abweichend gestellt und geformt. — Im Innern der Kapseln finden sich kleine Blutzellen und das gleiche fädig-körnige Blutgerinnsel, wie in den echten Bluträumen.

Das bothryoide Gewebe steht mit dem Gefässfasergewebe in Zusammenhang (Ray Lankaster u. a.). Die Körnerzellen entsprechen den körnerhaltigen Wülsten der Gefässfaserstränge, von denen sie sich durch Verkürzung, Abrundung und Wachstum ableiten, und erscheinen demnach den Pigmentzellen verwandt. Von der ursprünglich deutlich längsfädigen Achse der Stränge stammen sowohl die platten Endothelzellen mit ihren Muskelfibrillen, wie auch Blutzellen und Blutgerinnsel ab. Diese Beziehungen sind an günstigen Präparaten mit voller Sicherheit nachweisbar. Die Körner der Bothryoidzellen leiten

sich von den Pigmentkörnern ab; ihrer Bedeutung nach dürften es Exkretkörner sein (Graf), da sich die Zellen bei Injektion von Indigkarmin blau färben. Nach Cuénot enthalten sie Eiweissstoffe. Sie werden, wohl mit Recht, von Ray Lankaster mit den Chloragogenkörnern der Anneliden verglichen.

Die Bothryoidkapseln sind als Cölomräume (Bourne) aufzufassen, die sich aus dem Plerom, durch Aushöhlung der Gefässfaserstränge, herausbilden. Ueber die Bedeutung dieser Thatsache, die durch die Beziehung des Gefässfasergewebes zu den Pigment- und Bindezellen besonders interessant wird, siehe im allg. Teil bei Architektonik (Annelida).

Bluträume.

In Hinsicht auf die Wandung und den Inhalt stimmen die Leibeshöhlenräume mit den Gefässen überein. Im allgemeinen lässt sich sagen, dass einer vom Bindegewebe gebildeten faserigen Grenzlamelle ein plattes Endothel anliegt, dessen ausgedehnte, mannigfaltig geformte, Zellen bei Eisenhämatoxylinschwärzung cirkulär verlaufende Bänder von wechselnder Breite, die untereinander anastomosieren und von Myofbrillen gebildet werden, zeigen. Der abgeplattete Kern springt leicht gegen das Lumen vor. Im Rauminnern liegt ein fädigkörniges Gerinnsel, in dem vereinzelt oder in Gruppen kleine Blutzellen vorkommen.

Die seitlichen Hauptstämme des Blutgefässsystems sind von Muskelfasern umgeben, die völlig denen der Ektopleura entsprechen. Der dicken Grenzlamelle liegen einzelne Längsfasern, vor allem aber dicht gestellte cirkuläre Fasern in äusserer Lage an. Auch an den verbindenden Rücken- und Bauchschlingen der Seitengefässe finden sich Muskelfasern aussen an der Lamelle in cirkulärem Verlaufe.

Bemerkenswert ist das Verhalten des Bauchsinus. Hier zeigt nur das äussere Endothel die erwähnten zarten Muskelbänder, während dagegen das im Umkreis der Neurallamelle des Bauchmarkes vorhandene aus etwas sarcreicheren Zellen ohne Myofibrillen besteht. Es zeigt also den typischen Endothelcharakter, während die Ausbildung von cirkulären Myofibrillen im äusseren Endothel, sowie im Endothel aller anderen Bluträume, ein Sondercharakter der Hirudineen ist (siehe bei *Lumbricus* weiteres), der indessen auf die nahe Verwandtschaft der Endothelien zum Füllgewebe mit Nachdruck hinweist. — An den Kapillaren sind zwar äusserst abgeplattete Endothelzellen vorhanden, die Muskelfibrillen aber ebensowenig, wie eine Grenzlamelle, sicher nachweisbar.

Nephridien.

Die Nephridien von *Hirudo* sind in bemerkenswerter Weise ausgebildet. Sie bestehen aus dem Schleifenkanal, dem Hauptkanal, der Harnblase und dem kurzen Ausführgang, der ventral, etwa in der Mitte zwischen Mediallinie und Seitenkanten des Körpers, ausmündet. Ferner rechnet man zum Nephridium den Trichter, der in einem besonderen Cölomraum (perinephrostomialer Sinus) liegt, in welch letzteren der Schleifenkanal durch winzige Nephrostomen einmündet. Der Sinus findet sich in den hodentragenden Segmenten dem Hodenbläschen unmittelbar angelagert. Der Schleifengang bildet an der Peripherie des Sinus die Hodenschleife

des Nephridiums und begiebt sich dann zu der weiter rückwärts und quer im Körper gelegenen Hauptschleife, in welcher er unter reicher Aufwindung im Umkreis des Hauptkanals eine einfache Schlinge bildet. Am Ende des zweiten Schenkels derselben geht er unter Veränderung seines Lumens über in den gestreckt verlaufenden Hauptkanal, der, sich rückwärts wendend, den zweiten Schenkel ganz, den ersten Schenkel zur Hälfte durchläuft, in beiden gewissermaassen die Achse der Schleifenkanalwindungen bildend, und dann nach hinten umbiegt und nach kurzem freiem Verlaufe in die Harnblase einmündet.

Trichter. Der Trichter steht mit dem Schleifengang nicht in Verbindung. Er stellt eine vielfach gefaltete und durchbrochene Wimperfläche dar, die, vom Peritoneum getragen, in die Trichterhöhle (perinephrostomialer Sinus) vorspringt. Wir können diese Wimperfläche als ungeheuer vergrösserte und eigentümlich umgeformte Trichterlippe auffassen; in ihrer Struktur entspricht sie im wesentlichen der Oberlippe vom *Lumbricus*trichter. Die Trichterzellen sind ihren seitlichen Grenzen nach meist nicht auseinanderzuhalten; die ganze von ihnen gebildete Fläche erscheint als Syncytium, in dem nur die grossen Kerne die einzelnen Zellterritorien bezeichnen.

Es fällt sehr schwer, sich ein genaues Bild von der formalen Beschaffenheit des Syncytiums zu machen. Bei *Clepsine* besteht der Trichter aus einem Kranz eigentümlich geformter grosser Wimperzellen, welche im Umkreis einer Oeffnung des sog. Receptaculum excretorium (Graf) sitzen. Letzteres ist als gesonderter kleiner Cölomraum aufzufassen, in den der Schleifenkanal einmündet. Man kann sich die Verhältnisse derart anschaulich machen, dass man sagt, der Trichter umkleidet eine enge Pore in einer disseppimentartigen Einschnürung des Cöloms; das hinter der Einschnürung gelegene Cölom ist infolge reicher Entwicklung des Pleroms, in welches auch das eigentliche Nephridium eingebettet ist, sehr wenig umfangreich. Bei *Hirudo* ist ein vorderer grösserer Cölomraum überhaupt nicht vorhanden und der enorm entwickelte Trichter liegt innerhalb des hinteren Cölomraumes, der als Trichterhöhle oder perinephrostomialer Sinus (= Receptaculum excretorium bei *Clepsine*) bezeichnet wird. Der Trichter hat innerhalb der Höhle selbst die Form einer langgestreckten durchbrochenen Kapsel angenommen, die von einer Wucherung des Peritoneums getragen wird. Die Wimperfläche des Trichters ist gegen das Kapselinnere gewendet; indessen zeigt die Kapselwand zahlreiche Lücken, in deren Umgebung sie sich lippenartig, in Form kleiner sekundärer Trichter, vorwulstet. An diesen geht die Wimperung von aussen nach innen, in die Kapsel hinein; die primäre Trichteröffnung ist nicht zu unterscheiden. Die äussere Seite der Kapselwand wird vom Peritoneum überkleidet, das mehrfache strangförmige Verbindungen mit dem Cölothel des Sinus aufweist. Es steht zugleich im Zusammenhang mit der erwähnten peritonealen Wucherung, die im Innern der Kapsel gelegen ist. Demnach sind neben den sekundären Trichtern noch weitere Durchbrechungen der Kapselwand vorhanden, in denen das Peritoneum eindringt.

Strukturell bildet der Trichter eine ungeheure Sarcplatte, in der gleichmässig verteilt grosse helle bläschenförmige Kerne, mit wandständigem grossem Nucleolus, liegen. Die Platte wimpert auf der einen, oberflächlichen Seite; die andere, basale Seite wird vom peri-

tonealen Endothel überzogen. Leicht stellt man eine fädige Struktur in der Platte fest, welche dieselbe quer durchsetzt. Die Fäden verlaufen distal dicht, basal lockerer. Es finden sich hier zwischen den Fäden helle kanälchenartige Lücken, die an der Grenze zum Peritoneum ein loses Geflecht bilden. Ferner unterscheidet man oberflächlich eine dichte Reihe von schwärzbaren Körnern (Blepharochondren oder Basalkörnern) an der Basis der langen Wimpern.

Die nicht wimpernde Seite des Syncytiums zeigt eine verschiedene Bekleidung, je nachdem die Mündung eines sekundären Trichters oder basale Teile eines solchen getroffen sind. An den ersteren schlägt sich, genau wie bei der Oberlippe des *Lumbricus*trichters, das Syncytium in einen zarten peritonealen Ueberzug um, in dem die Kerne Verdickungen hervorrufen. Gegen die Basis der Trichter hin verdickt sich der Ueberzug durch Entwicklung von Bindesubstanz, die sich zwischen die zarte endotheliale Decke mit ihren weit verstreut liegenden Kernen und das Syncytium einschiebt und auch zipfelartig in letzteres eindringt. Der eindringenden Bindesubstanz folgen Kerne, die in das Syncytium eingesenkt erscheinen, aber ihm nicht eigentümlich sind, sondern vom peritonealen Ueberzuge abgeleitet werden müssen. Dieser von Bindesubstanz gefestigte Ueberzug entwickelt sich an vielen Stellen zu derben Strängen, die direkt oder vermittelst feiner wurzelartiger Fortsätze an die Wand der Trichterhöhle herantreten.

Während so der peritoneale Ueberzug des Trichters einerseits Beziehungen nach aussen hin zeigt, hängt er andererseits mit einer central in der Trichterkapsel gelegenen umfangreichen Zellmasse zusammen, die als Wucherung des Cölothels aufzufassen ist. Sie bildet eine teils kompakte, teils strangartige, verästelte Masse, welche vom Syncytium umgeben ist, aber auch durch die erwähnten Durchbrechungen derselben nach aussen vordringt. Aufgebaut wird sie von zahllosen kleinen Zellen, die gegen einander schwer abzugrenzen sind und deren kleine Kerne entsprechend der Längserstreckung der Stränge länglich ausgezogen sind. Es handelt sich wohl um eine Bildung von Blutzellen von seiten des Peritoneums. An der Peripherie der Stränge, dort wo sie nicht an das Syncytium stossen, finden sich vielfach lokale Wucherungen, die aus noch kleineren Zellen bestehen. Diese mit dunklen Kernen ausgestatteten Zellen lösen sich ab und liegen frei in der Trichterhöhle, stellen also Blutzellen dar.

Schleifenkanal. Während bei *Lumbricus* das Lumen des Schleifenkanals im Verhältnis zu den durchbrochenen Zellen ein grosses ist, so dass nur ein geringer Wandbelag bleibt, der hie und da sich verdickt und somit Anlass zu einer Ausbuchtung des Lumens bietet; ist bei *Hirudo* das Lumen (Centralkapillare, Fig. 400) verschwindend klein im Verhältnis zur Zellmasse und die Ausbuchtungen sind zu Seitenkapillaren entwickelt, die radial unter gewundenem Verlaufe in den peripheren Zellbereich ausstrahlen und sich hier in ein peripheres System von Endverästelungen auflösen (Endkapillaren).

Auf dem Querschnitt durch einen Schleifenschenkel des Hauptlappens treffen wir den weiten axialen Hauptkanal von grossen Zellen umgeben, in welchen das Kapillarnetz des Schleifenkanals sich ausbreitet. Die Zellen sind von verschiedenartigen polygonalen Umrissen und zeigen eine dunkle schmale Rinde im Umkreis einer

lichten Innenmasse, welche den leicht schrumpfenden Kern mit grossem, der Membran angelagertem, Nucleolus enthält. Das Sarc ist im allgemeinen lockermaschig, das feingekörnte Gerüst von einer reichlichen hyalinen Zwischensubstanz durchtränkt, welche peripher eine dichtere Beschaffenheit, wohl infolge der Einlagerung sehr feinkörniger Exkretstoffe, annimmt. Das dunkle Aussehen der Zellrinde wird bedingt durch die Anwesenheit der feinen Endkapillaren, welche dicht an die Peripherie der Zelle herantreten und gleich den übrigen Kapillaren von einer zarten, leicht mit Eisenhämatoxylin sich schwärzenden. Limitans ausgekleidet sind. Die Limitans wird von Körnchen (Desmochondren) gebildet, die nach Graf bei *Clepsine* und *Nephelis* cirkulär angeordnet sind. Die Limitans bezeichnet die Oberfläche der Zelle, die sich hier in so eigenartig komplizierter Weise entwickelt hat.

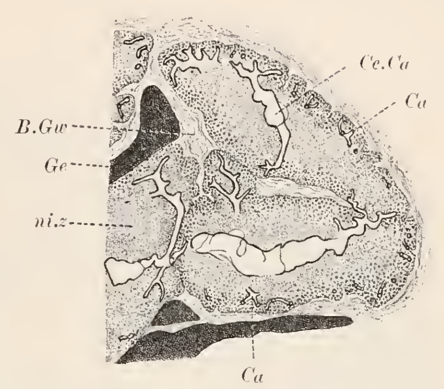


Fig. 400. *Hirudo medicinalis*, Nierenzellen (*ni.z*). *Ce.Ca* Centralkapillare, *Ca* Endkapillaren, *Ge* Gefäss, *B.Gw* Bindegewebe.

Im Hodenlappen und am Ende des zweiten Schenkels des Hauptlappens ist das Lumen des Schleifengangs nicht so reich verzweigt. Gegen den Hauptkanal hin verschwinden die Seitenkapillaren mehr und mehr und das Lumen wird weiter und regelmässiger. Am Hauptkanal selbst, der gleichfalls intracellulär verläuft, ist, infolge der beträchtlichen Erweiterung des Lumens, das Sarc auf einen dünnen Wandbelag vermindert, in welchen keine Seitenkapillaren eindringen. Dasselbe gilt für die weite Harnblase, in deren dünnem Epithel eine Anzahl kleiner Kerne auf jedem Querschnitt anzutreffen sind. Hier ist demnach das Lumen ein intercelluläres; die Harnblase, sowie der Ausführungsgang, leiten sich von einer Einstülpung des Ektoderms der Larve ab (Bergh; siehe dagegen bei *Lumbricus*, wo Harnblase und Endkanal mesodermalen Ursprungs sind).

X. Arthropoda. A. Protracheata.

Peripatus capensis Gr.

Uebersicht.

Der intersegmentale Querschnitt hat im Wesentlichen die Form einer flachliegenden kurzen Ellipse, mit gleichmässig gewölbter Rücken- und in der Mitte abgeplatteter Bauchfläche. Segmental (Fig. 401) sitzen an den ventrolateralen schräg gestellten Flächen die kurzen stummelförmigen Extremitäten, die am verschmälerten Ende ein Krallenpaar tragen. Im einzelnen wird der Umriss kompliziert durch

die Anwesenheit einer grossen Menge von kleinen Tastwarzen, welche sich über Körper und Extremitäten verteilen und auf ihrer Spitze eine sehr kurze gerade Borste (Stachel) tragen. An der medialen Fläche



Fig. 401. *Peripatus capensis* Gr., Querschnitt. *Ep* Epiderm, *Ne.Po* Nephroporus, *Stg* Stigma, *Stm* Nervenstamm, *Ent* Enteron, *Dr* Speicheldrüse, *Res* Reservoir derselben, *Ne.Cö* Nephrocöl (Endbläschen), *Stom* Nephrostom, *W.C* Wimperkanal, *Dr.C* Drüsenkanal, *Bla* Harnblase, *Cut* Cutis, *Rg.*, *Lä.*, *S.M* Ring-, Längs-, Sagittalmuskulatur, *Tr.Se* Transversalseptum, *Lac* Lakune, *He* Herz, *Pcd* Pericard.

der Extremitäten erscheinen viele Warzen zu quergestellten Polstern verschmolzen, auf denen eine Anzahl von Stacheln aufsitzt. Es giebt drei bis fünf Polster von ungleicher Breite, die gegen das verschmälerte Extremitätenende hin gelegen sind; mit ihnen berührt das Tier den Boden. Neben diesen Warzen zeigt der Körperumriss noch eine feinere Skulptur; jede Epidermzelle springt mit scharf konisch zugespitztem Ende vor.

Während der Stamm der Extremität gegen abwärts gewendet ist, biegt der verschmälerte, die Krallen tragende, Endabschnitt schräg gegen oben um. Die am Ende entpringenden kurzen Krallen sind gegen abwärts gekrümmt und stehen dicht nebeneinander. Ueber sie hinweg legt sich eine kurze Hautfalte, die an den Seiten verstreicht (Krallenfalte) (Fig. 402).

Ueber die ganze Oberfläche des Körpers verstreuen sich die engen Stigmen, deren Zahl etwa 75 in jedem Segment beträgt und deren Verteilung eine beliebige ist. An der medialen Fläche der Füsschen,

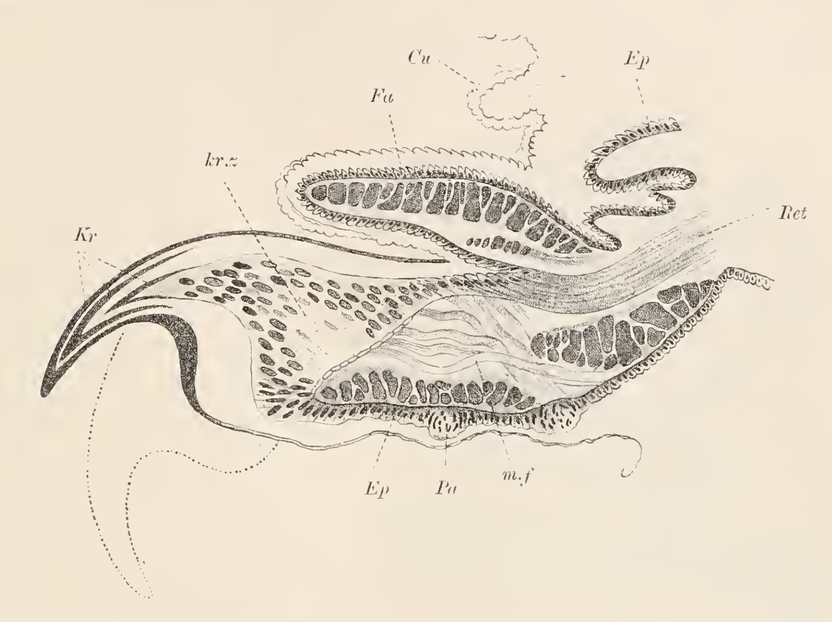


Fig. 402. *Peripatus capensis*, Kralle. *Kr* Chitinschichten der Kralle, *kr.z* Krallenzellen, *Ep* Epiderm, *Pa* Papille, *Cu* Cuticula, *Ret* Retractor, *Fa* Krallenfalte mit Protractor (Ringmuskel), *m.f* anders orientierte Muskelfasern.

nahe den Polstern, liegen auf Papillen die Ausmündungsstellen der Coxaldrüsen und etwas darüber, auf derselben Fläche, doch weiter nach vorn zu verschoben, die Ausmündungen der Segmentalorgane (Nephroporen).

Der Körper wird von einem einschichtigen Epiderm überzogen, das sich in den Stigmen nach innen umschlägt und die Tracheen bildet. Wir haben zu unterscheiden zwischen dem Flächenepiderm, den Stigmentaschen und den Tracheen. Das Flächenepiderm ist in den Warzen, Polstern und Krallen verdickt. Die Stigmentaschen reichen, gegen innen anschwellend, bis unter die diagonale Muskulatur und geben zahllose feine Tracheengänge ab, die sämtlich nebeneinander am blinden Ende der Stigmentasche entspringen und in geschlängeltem Verlaufe alle Gewebe durchziehen. Die Gänge verlaufen zunächst bündelweise, zuletzt einzeln; ihr Endigung ist unbekannt (siehe jedoch im Kapitel Tracheen gewisse Befunde). An Spiritusmaterial entbehren sie immer des Luftinhaltes.

Zum Epiderm gehören ferner die langen verästelten Schleimdrüsen, welche in der Darmkammer der Leibeshöhle, im ganzen Umkreis des vorderen und mittleren Darmes, vorkommen und am Vorderende des Tieres, an der Spitze der Oralpapillen, ausmünden. Sie stellen modifizierte Coxaldrüsen vor, wie sie sich bei *P. capensis*, bei ♂ und ♀, in allen Extremitäten vorfinden und kurze, am freien Ende kolbig geschwellte, Schläuche darstellen. Die Coxaldrüsen

liegen im Stamm der Extremität; über ihre Mündung wurde schon ausgesagt.

Das Nervensystem besteht aus zwei ventral und seitlich in der Leibeshöhle gelegenen Hauptstämmen, die zusammen dem Bauchmark der Anneliden entsprechen. Sie verlaufen einwärts vom ventralen Längsmuskelfeld, im Winkel desselben zu den Transversalmuskeln. Es sind Markstämme (Fig. 403) mit innerem Faserstrang und dickem Nervenzellbelag, der nur an der dorsalen Fläche fehlt. Eine dünne äussere Neurallamelle umscheidet jeden Stamm. Die Stämme sind in jedem Segment durch etwa zwölf lange dünne Kommissuren verbunden, deren Abstände nicht völlig gleich sind. Entsprechend jedem Fuss zweigen zwei Fussnerven, ein vorderer und ein hinterer, die die Kommissuren beträchtlich an Stärke übertreffen, an der ventralen Lateralkante ab; ferner entspringen lateral fünf Seitennerven, die dorsalwärts zur Muskulatur aufsteigen, in diese eintreten und hier schwierig zu verfolgen sind.

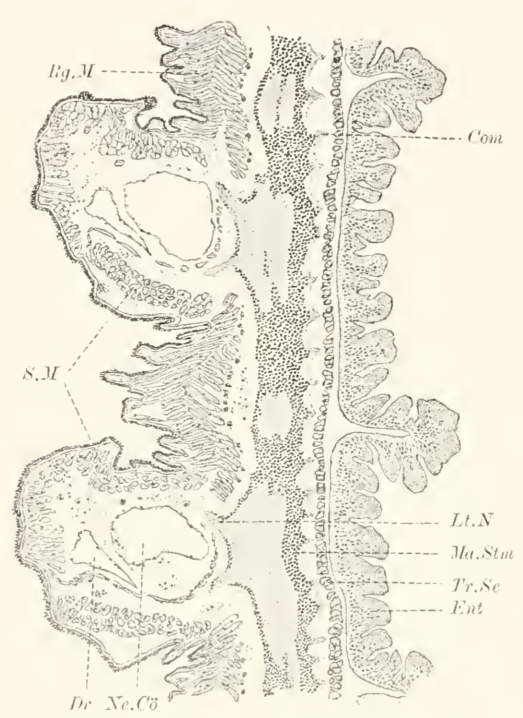


Fig. 403. *Peripatus capensis*, Stück eines Längsschnitts. *Rg.M* Ringmuskulatur, *S.M* Sagittalmuskulatur, *Tr.Se* Transversalseptum, *Ma.Stm* Markstamm, *Com* Kommissur, *Lt.N* Lateralnerv, *Dr* Coxaldrüse, *Ne.Cö* Nephrocöl (Endblase des Nephridiums), *Ent* Enteron.

Das Enteron des Mitteldarmes nimmt das Centrum des Querschnittes ein und hat im wesentlichen kreisrunde Form. Das Enteroderm ist dick und ausserdem papillenartig erhöht; regelmässige Falten sind weder auf Längs- noch Querschnitten nachweisbar. Anhänge der stomodermalen Mundhöhle sind die Speicheldrüsen. Sie stellen paarige lange Röhren dar, welche in den Pedalkammern der Leibeshöhle, dicht am Transversalseptum, nach rückwärts verlaufen und ein ausschliesslich drüsiges Epithel besitzen. In der vorderen Körperregion sind zwischen Darm und Perikardseptum die paarigen muskulösen Speichelreservoirs getroffen, welche blindsackartige Anhänge der Speicheldrüsen, unmittelbar vor deren Einmündung in die Mundhöhle, bilden. Sie haben die Form plattgedrückter Säcke.

Das Füllgewebe bildet vor allem einen dicken Hautmuskelschlauch (Ektopleura), der auch die Extremitäten mit Muskulatur ausstattet, ferner eine schwache Entopleura und schräg neben dem Darm aufsteigende Transversalmuskeln (Mesopleura),

welche die Leibeshöhle durchsetzen und abteilen. Dicht unter dem Epiderm ist das Bindegewebe besonders reich zu einer fasrigen Cutis entwickelt; zwischen den Muskelfasern der Ektopleura liefert es ein gleichfalls fasriges Perimysium. Ueber dem Darm, zugleich über den Speichelreservoirs, die eine kräftige Muskulatur zeigen, spannt sich quer unter dem Herzen das zarte, lückig durchbrochene, Perikardseptum, das Muskelfasern trägt, welche sich vom Muskelschlauch aus zur Ventralfläche des Herzens spannen und mit diesem in Verbindung treten. Am Herz selbst, das dorsal zwischen den Längsmuskelfeldern im Perikard liegt, ist Ringmuskulatur entwickelt.

Die Ektopleura zeigt aussen eine einschichtige Ringmuskellage, welche an den Extremitäten unterbrochen ist und sich nur wenig in dieselben einsenkt. Es folgen zwei Schichten einer Diagonalfaserlage; die Fasern der äusseren Schicht jeder Körperseite verlaufen von hinten unten nach vorn oben, die der inneren Schicht jeder Seite von hinten oben nach vorn unten. Ventral in der Mediallinie durchdringen sich die Fasern beider Schichten; dorsal enden sie zumeist und nur wenige Fasern überschreiten die Mediallinie (Gaffron). Die Diagonalfasern bilden einen ansehnlichen Bestandteil der Fussmuskulatur. Sie breiten sich von der ventralen Seite her an der Fusswand aus, ihren schrägen Verlauf zum Teil wahrend, zum Teil in cirkuläre Richtung umbiegend. Speziell bilden Ringfasern, die in der Krallenfalte und an der Unterseite des Fusses liegen, einen Protraktor der Krallen. Von der dorsalen Seite her durchqueren die Diagonalfasern zum Teil in lockerer Anordnung die Leibeshöhle am Ursprung des Fusses, zum Teil dringen sie auch in letzteren ein und bilden hier lückige Septen, die in verschiedener Richtung gestellt sind.

An die Diagonallage schliessen sich gegen innen zu Längsmuskelfelder an, von denen paarige dorsale, paarige laterale, ein unpaares ventrales und ein unpaares Kommissurenfeld, das dem ventralen aufliegt, und von ihm nur durch die Kommissuren getrennt ist, zu unterscheiden sind. Wir können dieses letztere dünne Feld der bei den Anneliden auf dem Bauchmark entwickelten Muskulatur vergleichen; die Befunde erinnern besonders an das Verhalten der Muskulatur bei *Saccocirrus.* Am umfangreichsten, wenn auch stark abgeplattet, ist das ventrale, am mächtigsten sind die lateralen Felder. Ihnen liegen an der Innenseite Muskelfasern an, welche mit verzweigten Enden an der Rückenseite, innerhalb der äusseren Muskellagen, entspringen und jederseits zu den Extremitäten herabsteigen, deren Hauptmuskulatur sie bilden. Sie sind als Sagittalmuskeln zu bezeichnen (A. Schneider) und stellen eine innere Ringmuskellage, die sich nur lateral erhalten hat, vor. An Längsschnitten sehen wir die Sagittalmuskeln zwei langgestreckte schmale Bündel bilden, deren eines intersegmental, deren anderes segmental, gelegen ist. Das intersegmentale wird gegen die Leibeshöhle hin von einer einfachen Schicht von Längsmuskeln (innere Schicht des lateralen Längsmuskelfeldes) überzogen, die segmental fehlt. Beide Bündel senken sich als longitudinale Fasern in die Extremität ein, an deren Vorder- und Hinterwand sie, dicht an die äusseren Diagonalfasern angelagert, distalwärts verlaufen und bald die ganze Fussperipherie umgreifen. Ein selbständiges Faserbündel begiebt sich an die obere Ursprungsstelle der

Krallen und inseriert hier, wo die Krallenfalte entspringt; es dient als Retraktor der Krallen, indem es dieselben unter die Falte zurückzieht.

Die Entopleura besteht am Darm aus einer zarten äusseren Ringmuskelschicht und einer gleichfalls zarten inneren Längsmuskelschicht. Zur Entopleura ist auch die diagonale Muskulatur der Speichelreservoirs zu rechnen, welche über dem Darme gelegen sind. Sie besteht aus zwei einfachen Schichten sich überkreuzender Fasern.

Die Mesopleura ist allein als Transversalmuskulatur entwickelt. Sie bildet jederseits vom Darm ein steil gestelltes transversales Muskelseptum, das dorsal, gemeinsam mit den Sagittalmuskeln sich über eine grosse Fläche ausbreitend, an der Körperwand inseriert, neben dem Darm schräg medioventralwärts absteigt, das Kommissurenfeld zwischen sich fasst und das ventrale Feld durchsetzt, um an der mittleren ventralen Körperwand aufgelockert sich anzuheften. Es bildet eine dünne, aber geschlossene, nur von kleinen Lücken durchbrochene, Scheidewand, die, wie Längsschnitte lehren, völlig gestreckt durch die Segmente hindurchläuft. Die transversalen Septen, welche von den entsprechenden der Würmer abzuleiten sind, trennen eine Intestinalkammer der Leibeshöhle von seitlichen Pedalkammern. Von ersterer wird ausserdem durch ein lückenhaftes flach liegendes Septum (Perikardseptum), das quer verlaufende Muskelfasern enthält, ein dorsaler flacher Raum, in dem das Herz liegt (Perikard), abgegliedert; die Fasern verlieren sich seitwärts in der ektopleuralen Muskulatur. Weitere schmale Septen liegen über den Nervenstämmen. Sie beginnen an den Transversalsepten und bilden über den Stämmen eine geschlossene, longitudinale, Muskelfasern enthaltende, dünne Decke (Nervenstammsepten), die intersegmental mit der Leibeswand nur durch Züge bindiger Substanz zusammenhängt, segmental jedoch sich an die Bündel der hier stark aufgelockerten Diagonallage anlegt. In jedem Segment tritt ein einzelnes Muskelfaserbündel, das den gleichen dorsalen Ursprung wie die transversale Muskulatur hat, an den lateralen Rand dieses Septums heran und durchsetzt es, um neben dem ventralen Muskelfeld an der Leibeswand zu inserieren. Wir wollen dieses Bündel als accessorischen Muskel bezeichnen. Er verläuft auswärts von den Speicheldrüsen, die zwischen ihm und dem Transversalseptum liegen.

Zwischen den Muskelfasern (Fig. 404) ist überall Bindesubstanz entwickelt (Perimysium). Unter dem Epiderm bildet sie eine mächtige dermale Grenzlamelle (Cutis), welche aus kräftigen Bindefasern in verschiedenem Verlaufe besteht. Zarte Grenzlamellen umgeben ferner die in der Leibeshöhle befindlichen Organe. Das Herz ist an der benachbarten Muskulatur durch feine Züge von Bindegewebe aufgehängt. Ein geschlossenes peritoneales Endothel im Umkreis der Leibeshöhle fehlt vollständig; es kann lokal an der Muskulatur durch aufgelagerte Bindezellen, am Darme durch die fraglichen Endzellen der Tracheen (siehe bei diesen) vorgetäuscht werden. Somit ist die Leibeshöhle kein Cölom, sondern eine primäre Leibeshöhle, die man speziell als Hämocöl oder Pseudocöl bezeichnet. Mit den weiten Leibeshöhlenkammern kommunizieren enge Spalträume (Lakunen), die in der Ektopleura gelegen sind. Als echte, von einem Endothel

ausgekleidete, Cölarräume sind nur die Endblasen der Nephridien aufzufassen (Nephrocöl).

Die Nephridien sind segmental geordnete Kanäle von gewundenem Verlaufe, die mit den erwähnten, in den Extremitätenstämmen gelegenen, Endblasen beginnen. In jede Blase mündet mit trichterartiger Oeffnung ein wimpernder Abschnitt (Wimperkanal), der den aufsteigenden Schenkel einer im Rumpf gelegenen Schleife bildet; an ihn schliesst sich ein absteigender Drüsenkanal, der dicht an den Wimperkanal angepresst verläuft und nach seinem Eintritt in den Extremitätenstamm sich zur Harnblase erweitert, von der ein kurzer Ausführgang zum Nephroporus, der an der medialen Fussfläche gelegen ist, hinführt.

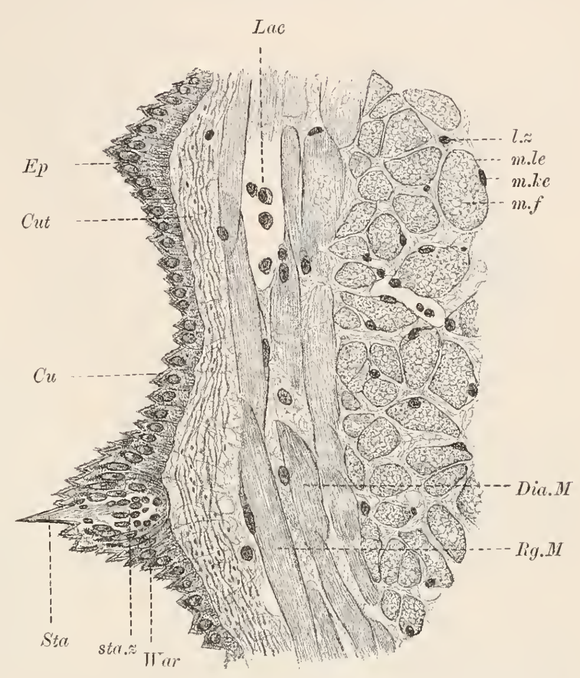


Fig. 404. *Peripatus capensis*, Haut. *Ep* Epiderm, *Cu* Cuticula, *Sta* Stachel, *sta.z* Stachelzellen, *War* Tastwarze, *Cut* Cutis, *Rg.* und *Dia.M* Ring- und Diagonalmuskulatur, *m.f* Längsmuskelfaser, *m.ke*, *m.le* Muskelkern und Myolemm, *l.z* Lymphzelle, *Lac* Lacune.

Von Blutgefässen giebt es nur das dorsal im Perikard gelegene Herz, welches in jedem Segment ein Paar seitlich gelegene Ostien aufweist. Das Blut, welches sich im ganzen Pseudocöl verbreitet, tritt aus dem Perikard durch die Ostien in das Herz und gelangt durch eine vordere Oeffnung desselben wieder in die Leibeshöhlenräume. Im Perikard sind in grosser Zahl umfangreiche körnige Zellen, die als lymphoide Zellen zu bezeichnen sind, angehäuft; sie kommen aber auch anderorts in der Leibeshöhle, so vor allem in der Nähe der Nephridien, vor. Ferner finden sich im Perikard in Menge, aber auch anderorts häufig, kleine Lymphzellen.

Die Gonaden sind auf Schnitten durch die vordere Körperregion nicht getroffen.

Epiderm.

Das Epiderm enthält, ausser in den Tastwarzen, nur eine Art von Zellen, die Deckzellen (Fig. 405). Diese sind von cylindrischer Form, auf den Warzen etwas länger als zwischen denselben, und laufen distal in einen spitzen Conus aus, dem die zugehörige Cuticula gleichfalls in Gestalt eines scharf zugespitzten Conus, einer Düte vergleichbar, aufsitzt. Zwischen der kräftigen Cuticula und der End-

fläche der Zelle befindet sich ein schmaler Aussensaum. Sowohl in der Zelle, wie in der Cuticula sind längs verlaufende Fäden nachweisbar. Sie treten im Sarc besonders basal scharf bei Eisenhämatoxylinschwärzung hervor; distal sind sie durch ein grünliches Pigment, das in feinen Körnern verteilt und übrigens auch der basalen Zellhälfte nicht ganz fremd ist, meist völlig verdeckt und auch im Aussensaum nur schwer wahrnehmbar. In der Cuticula bemerkt man sie nur bei gewöhnlichen Färbungen; Eisenhämatoxylin schwärzt die Cuticula zu intensiv. Sie zeigen hier eine starre Beschaffenheit und treten als überaus feine kurze Stacheln über die Conusfläche hervor. Innerhalb des cuticularen Conus sind sie durch eine homogene Kittmasse verbunden, welche fein geschichtet ist. Der längliche Kern liegt in der mittleren Zellhöhe, färbt sich dunkel und zeigt einen Nucleolus. Zwischen den Zellen sind Intercellularlücken in Form von aufsteigenden hellen Kanälchen, besonders an Flächenschnitten, zu erkennen.

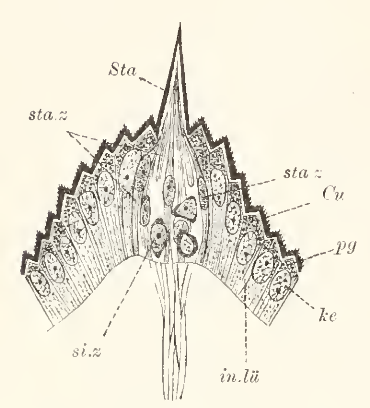


Fig. 405. *Peripatus capensis*, Stachelpapille u. herantretender Nerv. *Sta* Stachel, *sta.z* Stachelzellen, *Cu* Cuticula, *ke* Kern einer Deckzelle, *pg* Pigment derselben, *in.lü* Intercellularlücke, *si.z* Sinneszellen (?).

An der Bildung der Stacheln beteiligen sich mehrere pigmentfreie Deckzellen (Stachelzellen), die von besonders schlanker Form sind und, dieser entsprechend, einen schmalen relativ kleinen dunklen Kern in verschiedener Lage zeigen. Wenn auch die an den Stachel angrenzenden Zellen bereits verlängert sind, unterscheiden sie sich doch im Volumen bedeutend von den Stachelzellen und zeigen im übrigen das typische Verhalten. Die distalen Enden der Stachelzellen dringen in den Stachel ein und sind nur schwer gesondert zu unterscheiden. Die Stacheln haben eine glatte Seitenfläche. Zwischen den Stachelzellen bleiben geräumige Intercellularlücken, in denen sich immer eine Anzahl kleiner Zellen vorfinden. Sie bilden mit den Stachelzellen zusammen die Stachelpapille und unterscheiden sich von ihnen durch runden oder unregelmässig gestalteten Kern; vom Sarc ist meist so gut wie nichts wahrzunehmen. An jede Stachelpapille tritt durch die dermale Grenzlamelle hindurch ein zarter Nerv heran, dessen Endigung nicht bekannt ist. Es bleibt fraglich, ob die kleinen Zellen mit rundem Kern, wie gewöhnlich angenommen wird, Sinneszellen sind, die je einen Fortsatz in den Stachel abgeben; das Aussehen dieser Zellen erinnert mehr an das von Lymphzellen, wie sie unter der Cutis häufig in unmittelbarer Benachbarung der Papillen gelegen sind. Die eigentlichen Stachelzellen scheinen jedoch nicht nervöser Natur zu sein. Vielleicht sind in jeder Papille nur eine oder wenige Sinneszellen eingelagert, die bis jetzt nicht sicher unterschieden wurden. Neue Untersuchungen wären erwünscht.

Die Krallen werden von einer grossen Anzahl stark verlängerter Deckzellen gebildet, die den Stachelzellen gleichen. Man beobachtet hier mehrere Cuticularlagen übereinander, die durch schmale Lücken getrennt sind, aber an der Krallenbasis in die umgebende einfache

Cuticula übergehen. Die unteren Lagen stellen Reservekrallen vor, die wohl zum Ersatz, bei Abnützung der äusseren, bestimmt sind, vielleicht aber auch nur zur Verstärkung dienen.

Tracheen.

Zu unterscheiden sind die Stigmentaschen und die zarten Tracheengänge. Die Taschen (Fig. 406) werden von kubischen Zellen ausgekleidet, die direkt in die Epidermzellen übergehen, von diesen sich aber, ausser durch die Form, durch den Mangel eines

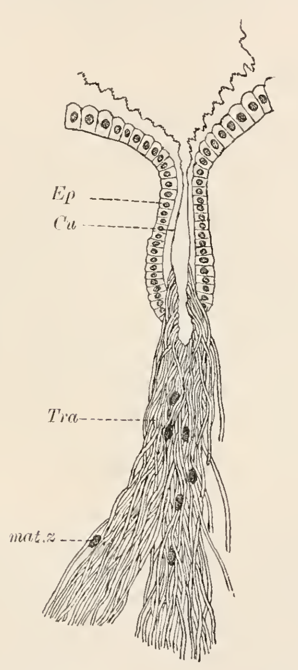


Fig. 406. *Peripatus capensis*, Stigmentasche und Bündel von Tracheengängen (*Tra*). *Ep* und *Cu* Epiderm und Cuticula der Stigmentasche, *mat.z* Matrixzelle.

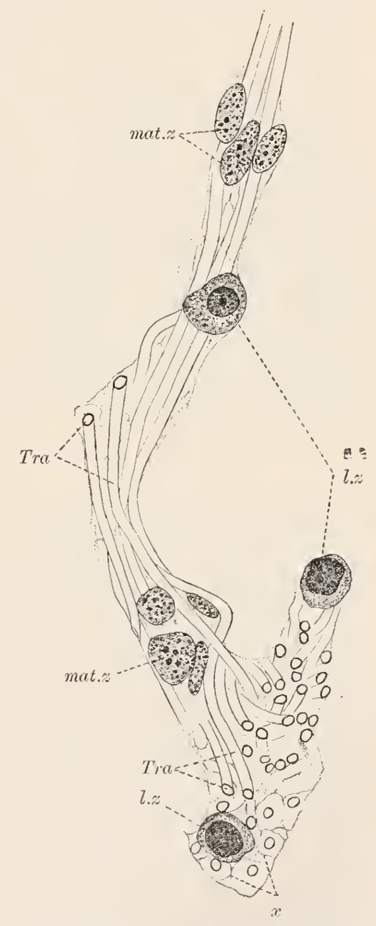


Fig. 407. *Peripatus capensis*, Tracheengänge (*Tra*). *mat.z* Matrixzellen, *l.z* Lymphzellen, *x* Bindegewebe.

distalen Konus und des Pigments unterscheiden. Eine deutliche Cuticula kleidet das Tascheninnere aus. Von der leicht erweiterten Basis der Tasche entspringen zahllose kapillare Gänge (Fig. 407), welche von sehr geringer, überall gleichbleibender, Weite sind und aus einer zarten äusseren Sarcschicht (Matrix) und einer sehr dünnen Limitans (Intima) bestehen. Ob eine Spiralfalte (siehe Tracheaten) vorhanden ist. bleibt fraglich; angedeutet wird sie durch eine nur bei sehr starken Vergrösserungen wahrnehmbare feine Querstreifung der Limitans. Gleichfalls bleibt unentschieden, wie lang

ein Gang ist und wie er endet (siehe jedoch unten). In der Matrix jedes Ganges trifft man von Strecke zu Strecke einen länglichen, abgeplatteten Kern, der den Gang rinnenartig umgreift.

Die Endigungen der Gänge dürften in besonderen Endzellen, die denen der Tracheaten entsprechen würden, zu suchen sein. Man trifft am Darm, in dessen Pleura Gänge besonders häufig sind, vielfach aussen an der Ringmuskulatur oder zwischen dieser und der Längsmuskulatur Zellen mit etwas grösseren Kernen, in deren unmittelbarer Umgebung dicht verschlungen sehr zarte, aber deutlich begrenzte, Lumina sichtbar sind, die vielleicht intracellulären Endkapillaren entsprechen. Genauere Untersuchungen sind erwünscht.

Nervensystem.

Am Querschnitt eines Nervenstammes unterscheidet man aussen eine dünne, vom Bindegewebe stammende, Neurallamelle, darunter die ventral und lateral stark entwickelte Nervenzelllage und im Innern einen dicken Faserstrang, der zugleich Neuropil ist, also die feineren Fortsätze der Zellen und Fasern enthält (Markstamm). Die Nervenzellen, deren Grösse variiert, liegen dicht gedrängt in einem lockeren Hüllgewebe, das dorsal nur schwach entwickelt ist, doch auch hier vereinzelte Nervenzellen enthält. Kerne des Hüllgewebes kommen vereinzelt auch im Faserstrang vor. Glia ist nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Ueber die feineren Strukturen ist wenig bekannt; die Faserverläufe wurden nicht dargestellt.

Coxal- und Schleimdrüsen; Speicheldrüsen.

Jedem Segment kommt ein Paar von Schenkeldrüsen (Coxaldrüsen) zu, deren vorderstes, als Schleimdrüsen, besonders mächtig entwickelt ist. Lage und Ausmündungsstellen der Drüsen wurden in der Uebersicht angegeben. An einer Schenkeldrüse unterscheidet man den kolbenförmigen Drüsenkörper und den schmaleren Ausführungsgang, dessen niedriges Epithel direkt in das Epiderm an der Mündung sich umschlägt und auch eine dünne Cuticula trägt. Die Drüsenzellen des Körpers sind schlank und sondern ein bräunliches Sekret (Gaffron) ab. Während dieses sich mit Hämatoxylin nicht färbt, also keinen Schleim repräsentiert, nehmen sowohl Sekret als Zellen der Schleimdrüsen das Hämatoxylin lebhaft an. Die Schleimzellen sind schlank cylindrische Elemente mit basal liegendem rundem Kern, der einen grossen Nucleolus enthält, und mit längsfädigem Sarc, das von dunkel färbbaren feinen Körnern reich erfüllt ist. Die langen verzweigten Schläuche der Schleimdrüsen, sowie die kurzen Schenkeldrüsen, sind von einer dünnen Grenzlamelle umgeben, der platte Muskelfasern innig und oft nur schwer nachweisbar anliegen.

Die Speicheldrüsen sind unverzweigte, paarige Schläuche von beträchtlicherem Volumen als die Schleimdrüsen und reichen nicht so weit nach rückwärts als diese. Ihr hohes Epithel ist in Längsfalten gelegt; es enthält zweierlei Arten von Drüsenzellen, nämlich Schleim- und Eiweisszellen, die auf bestimmte Territorien verteilt sind. Beiderlei Territorien kommen beliebig nebeneinander vor. Die groben Körner der Schleimzellen färben sich blau, die feinen Körner der Ei-

weisszellen nehmen Hämatoxylin nicht an. Der Kern liegt bei beiden Zellarten basal.

Die Speichelreservoirs enthalten ein plattes Epithel, das von einer dünnen Grenzlamelle umgeben ist; dieser liegen aussen kräftige Muskelfasern in diagonalem, sich überkreuzendem, Verlaufe an.

Enteroderm.

Das Enteroderm besteht aus schlanken, an den Papillen sehr langen und dünnen, Nährzellen und aus spärlich vorhandenen, distal geschwellten, Drüsenzellen, die nach der Schwärzbarkeit ihrer grossen Sekretkörner wohl als Eiweisszellen aufzufassen sind. Die Nährzellen sind undeutlich längsfädig struiert und enthalten reichlich sehr grosse, meist in einer Reihe angeordnete, runde Körner, die wohl Fett oder eine fettartige Substanz vorstellen, da sie sich in Aether lösen (Grube). Mit Eisenhämatoxylin schwärzen sie sich intensiv; im Innern enthalten sie oft eine Vakuole. Neben diesen groben Körnern kommen feine in reichlicher Menge und in vorwiegend distaler Lage vor, die eine bräunliche Eigenfärbung besitzen und gelegentlich zu Ballen zusammengedrängt sind; wahrscheinlich stellen sie Exkretstoffe vor. Die Zellen enden distal glatt abgestutzt und entbehren jeder extracytären Differenzierung. Die länglichen Kerne liegen in der basalen Zellhälfte.

Die Eiweisszellen verhalten sich in der basalen Hälfte wie die Nährzellen. Die distale Hälfte ist mehr oder weniger stark angeschwollen und zeigt in einem schwärzbaren Maschenwerke grosse, gleichfalls schwärzbare, Sekretkörner.

Muskulatur.

Ueber die Anordnung der Muskulatur siehe in Uebersicht. Hier werden eingehender nur die Muskelfasern der Ektopleura betrachtet. Obgleich diese nicht quergestreift sind (Fig. 408), zeigen sie im übrigen doch die typischen Charaktere der Arthropodenmuskulatur. Sie besitzen ein Myolemm und sind vielkernig. Jedes Myon repräsentiert also jedenfalls ein Syncytium von Muskelzellen (siehe *Branchipus*), dessen Entstehung allerdings nicht genauer bekannt ist. Die Fasern sind von ansehnlicher Dicke, bedeutender Länge und enden entweder ungeteilt (z. B. Längsfasern) oder spalten sich in leicht divergierende Endzweige (Sagittalfasern), die an der dermalen Grenzlamelle inserieren.

Jede Faser zeigt eine kontraktile Rinde und eine innere helle Sarcachse. Beide unterscheiden sich nur wenig, denn auch die Sarcachse enthält Myofibrillen, nur in loserer Verteilung und von reichlicher hyaliner Zwischensubstanz umgeben; sie enthält ausserdem aber auch zarte longitudinal verlaufende Fäden, die als undifferenzierte Sarcolinen aufzufassen sind. Unter den Myofibrillen unterscheidet man feine und stärkere; doch lässt sich feststellen, dass die letzteren (Muskelsäulchen) durch dichte Aneinanderlagerung von ersteren gebildet werden. Die Fibrillen sind glatt begrenzt und schwärzen sich intensiv mit Eisenhämatoxylin.

Das Myolemm ist eine zarte Hülle von undeutlich längsfädiger Struktur. Sie färbt sich mit der van Gieson-Methode zart rötlich. Ihre innige Beziehung zur Muskelfaser lässt sie als Differenzierung des Myons erscheinen. Kerne kommen jedem Myon in grösserer

Zahl zu. Sie sind von verschiedener Grösse, entweder abgeplattet und dann manchmal leicht gelappt, oder von runder Form, und enthalten einen oder ein Paar Nucleolen; sie liegen zwischen Myolemm

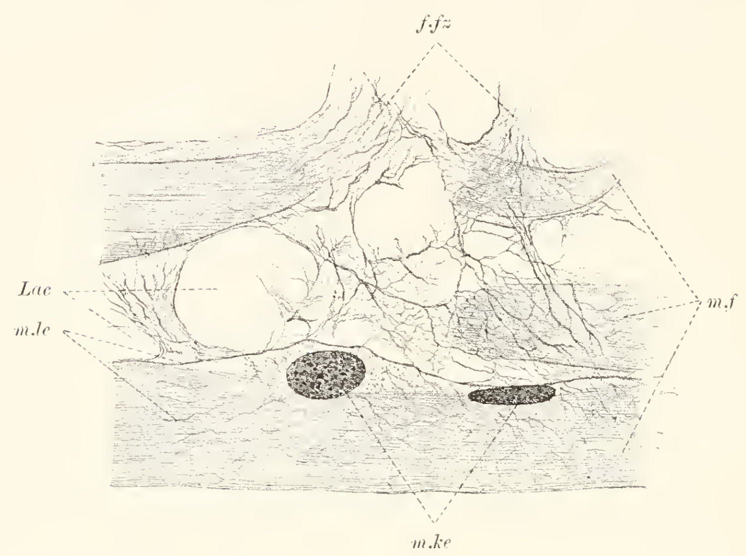


Fig. 408. *Peripatus capensis,* Perimysium und Myen. *m.f* Muskelfasern, *m.le* Myolemm, *m.ke* Muskelkerne, *f.fz* Faserfilz, *Lac* Lacune.

und kontraktiler Rinde, gewöhnlich innerhalb feinkörniger Anhäufungen, die auch sonst vorkommen (Gaffron).

Bindegewebe und Lymphzellen.

Die Bindesubstanz bildet die Grenzlamellen und einen Faserfilz, der die Muskelfasern untereinander verbindet (Perimysium). Das Perimysium besteht aus feinen wellig verlaufenden und sehr verschieden orientierten glatten Bindefibrillen, die sich mit der van Gieson-Färbung lebhaft röten. Sie legen sich innig an die Myolemmen an und bilden ein dichtes Gespinnst, das jedoch reichlich von Blutlakunen durchsetzt und aufgelockert wird. Die Grenzlamellen erscheinen als Verdichtungen des Filzes. Während in den schwächeren, z. B. am Darm und an den Nervenstämmen, die Fibrillen entweder gar nicht oder nur andeutungsweise zu erkennen sind, lassen sie sich in der dicken dermalen Lamelle (Cutis) gut beobachten. Sie bilden hier mässig dicke Fasern, die untereinander in Fibrillenanstausch stehen, und in Schichten angeordnet sind, in welchen abwechselnd longitudinale und cirkuläre Fasern liegen. Auch radiale Fasern kommen vor, strahlen in den Filz ein und lösen sich in das Fibrillennetz desselben auf. Ferner dringen feine Fibrillen zwischen die Deckzellen des Epiderms, bis etwa in halbe Höhe derselben, vor.

Zwischen den Fibrillen des Filzes fehlt ein besonderes Enchym; auch eine verkittende Grundsubstanz ist nirgends sicher zu unterscheiden. Schwierig gelingt der Nachweis von Bindezellen. In der Cutis können sie vereinzelt mit Sicherheit festgestellt werden. Neben den nicht

selten eingelagerten kleinen Lymphzellen sieht man hier und da, in Annäherung an die Ringmuskulatur, aber noch in der Cutis gelegen, ziemlich grosse flächenhaft orientierte Kerne, von denen nach beiden Seiten hin, gleichfalls flächenhaft orientiert, dicht struierte Sarcstränge ausgehen, die ziemlich weit zu verfolgen sind und, ohne sich zu verästeln, undeutlich werden. Zweifellos repräsentiren diese Zellen die Cutisbildner. Die kleinen Lymphzellen zeigen dagegen wechselnd geformte, kleine Zellkörper mit oder ohne körnigen Inhalt und mit einem runden, dunkel sich färbenden, Kern, der bei Durchwanderung der dermalen Lamelle mannigfach seine Form verändert, gelegentlich schraubig gedreht erscheint. In einer medialwärts gewendeten Einbuchtung des Kerns liegt ein Diplochonder.

Im Perimysium sind Bindezellen nicht mit gleicher Sicherheit aufzufinden, wenngleich sie hier ohne Zweifel wohl reichlich vorkommen. Man trifft sie mit Sicherheit nur zwischen den Bündeln der Tracheengänge, die sie mit plasmatischen Fortsätzen umspinnen, während Bindesubstanzbildungen hier nicht deutlich hervortreten. Die Kerne sind grösser als die der Tracheen- und Lymphzellen, gleichmässig ellipsoid geformt und von heller Beschaffenheit, mit einem oder zwei Nucleolen ausgestattet. Ueber die Gestalt der Zellen lässt sich nichts Bestimmtes aussagen. Auch im Perikard sind Bindezellen nachweisbar, die das Herz mit der Ektopleura, unter Entwicklung von Bindesubstanzzügen, verbinden und sich zwischen den zelligen Einlagerungen (Lymphzellen, lymphoide Zellen) verteilen. Die lymphoiden Zellen sind sehr grosse körnerhaltige Zellen, die vorwiegend im Perikard, zu beiden Seiten des Herzens vorkommen, sich aber auch in den Pedalkammern, vereinzelt auch innerhalb der Ektopleura, vorfinden. Diese Elemente machen den Eindruck embryonaler Mesodermzellen, wenn sie von mässiger Grösse sind; bei beträchtlicher Grösse dürften sie Fett enthalten, zeigen dann auch fast immer zwei oder mehrere Kerne. Von einem eigentlichen Fettkörpergewebe kann wohl nicht gesprochen werden; vielleicht haben die Zellen auch exkretorische Funktion, wie bei den Tracheaten. Das Sarc ist bei Fettgehalt von Vakuolen durchsetzt, sonst aber dicht beschaffen und reich an Körnern, färbt sich auch mit Hämatoxylin dunkel. Eine Membran ist meist deutlich zu unterscheiden. Die Form ist gewöhnlich eine abgerundete ellipsoide.

Niere.

Ueber Lage, Form und Gliederung siehe die Uebersicht. Das Endbläschen, welches als ein Cölarraum aufzufassen ist, zeigt ein plattes Endothel. Scharf davon hebt sich das Epithel des Wimperkanales (Fig. 409) ab, der mit nur wenig vorspringendem, trichterartigem Nephrostom in das Bläschen mündet. Das Epithel besteht aus dünnen Cylinderzellen, deren Kerne auf zwei Seiten des Querschnittes mehrschichtig, auf den dazwischen gelegenen, schmaleren Seiten einschichtig angeordnet sind. Zugleich sind hier die Zellen weniger hoch und entbehren der Wimpern, welche den anderen Seiten zukommen. Wenngleich ein Schlagen dieser Wimpern intra vitam nicht angegeben ist, lässt doch die formale Ausbildung der fädigen Anhänge keinen Zweifel, dass wirklich Wimpern vorliegen, deren Anordnung in zwei Streifen übrigens mit der bei den Anneliden allgemein nach-

weisbaren übereinstimmt. Das Sarc zeigt deutlich längsfädige Struktur, auch sind Basalkörner vorhanden. Die schmalen Kerne färben sich intensiv.

Der absteigende Drüsenkanal, die Harnblase und der kurze Aus-

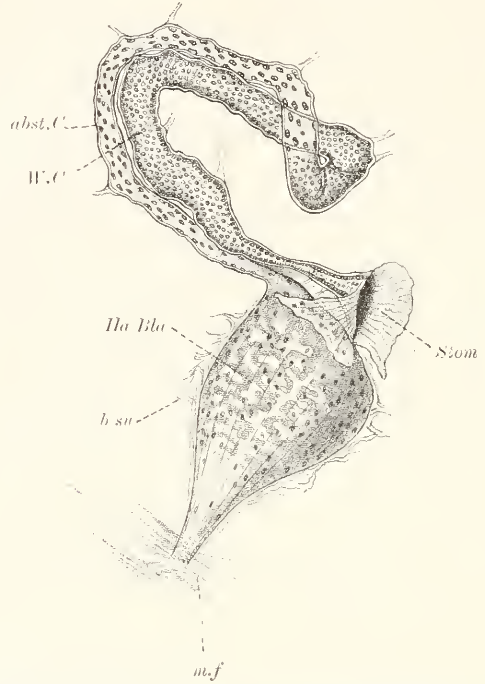


Fig. 409. *Peripatus capensis*. Nephridium, nach GAFFRON. *Stom* Stoma, das in das Endbläschen mündet, *W.C* Wimperkanal, *abst.C* absteigender Kanal, *Ha.Bla* Harnblase, *b.su* Bindesubstanz, *m f* Muskelfasern der Haut.

führgang zeigen ein niedriges Epithel, dessen Strukturen nicht genauer untersucht wurden. An der Blase finden sich in Umgebung der dünnen Grenzlamelle platte Muskelfasern.

Gefässsystem.

Das einzige vorhandene Gefäss, das kontraktile Herz, liegt im Perikard über dem Darme. Es bildet ein vorn und hinten offenes Rohr, das mitten in jedem Segment dorsal von einem Paar spaltförmiger Ostien durchbrochen ist. An der Leibeswand ist es durch Züge von Bindesubstanz befestigt; auch steht es durch Bindegewebe in Verbindung mit dem Perikardseptum; die Muskelfasern des letzteren treten direkt an die ventrale Fläche des Herzens heran und spielen zweifellos bei der Diastole desselben eine Rolle (Dilatatoren). Am Herzen findet sich eine einfache Schicht von Ringmuskelfasern, die durch Bindesubstanz zusammengehalten werden; ein Endothel fehlt vollständig. Die Muskelfasern zeigen das typische Verhalten (siehe bei Muskulatur). Im Innern des Herzens liegen Lymphzellen (siehe bei Bindegewebe).

Das Blut tritt durch die Ostien in das Herz bei der Erweiterung

desselben (Diastole) ein; bei der Systole verschliessen sich die Ostien und das Blut wird durch die vordere (und hintere?) Oeffnung in die Leibeshöhle gepresst. Diese durchströmt es gegen rückwärts, zugleich in die Lakunen der Körperwand eindringend, und sammelt sich im Perikard, in welches es teils von der Leibeshöhle aus, durch die Spalten des Perikardialseptums, teils aber auch aus den engen Lakunen der dorsalen Körperwand einmündet. Diese letzteren sind als Ringlakunen, etwa zu 12 im Segment, zwischen Ring- und Diagonalmuskulatur in der dorsalen Ektopleura entwickelt und seitwärts etwa bis in die Höhe der Speicheldrüsen zu verfolgen (Gaffron).

XI. Arthropoda. B. Crustacea.

Phyllopoda.

Branchipus stagnalis L.

Uebersicht.

Der intersegmentale Querschnitt der Thorakalregion (Fig. 410) hat die Form eines dicken, kurzschenkligen Hufeisens. Der Einschnitt zwischen beiden Hufeisenschenkeln entspricht einer mittleren tiefen Einbuchtung der ventralen Fläche (ventrale Medialfurche oder Bauchfurche). Die dorsale Fläche ist gleichmässig gewölbt, die lateralen sind fast eben. Segmental entspringen ventral seitlich vom Körper die gegliederten Extremitäten, welche Ruderborsten tragen. In direkter Fortsetzung des Körpers liegt der Stammteil des Fusses, der medialwärts sechs Enditen, lateralwärts die proximale Atemplatte und den distalen Epipoditen (Kieme), sowie am freien Ende den Exopoditen trägt. Von den Rändern der Enditen und des Exopoditen entspringen grosse, zum Teil gefiederte, Borsten, auf deren Verteilung und Form hier ebensowenig wie auf die Form der Glieder selbst eingegangen werden kann. In der Figur sind seitwärts von dem, am Ursprung durchschnittenen, Stamme die Atemplatten getroffen; medial ist die Kante des proximalen Enditen mit einer grossen Borste getroffen; darunter liegen Borstenquerschnitte anderer Enditen.

Das Epiderm überzieht den ganzen Querschnitt als zumeist niedriges Epithel, das nur an den Muskelansätzen an Höhe gewinnt und im allgemeinen eine eigenartige Ausbildung zeigt. Es enthält Blutlakunen, in denen Lymphzellen liegen. An der Ursprungsstelle der Borsten enthält es eine Gruppe von Sinneszellen (Borstenganglion), die in das Innere vorspringen. Zum Epiderm gehören die neben der Bauchfurche gelegenen paarigen Bauchdrüsen, sowie die damit übereinstimmenden, im Stamm der Glieder gelegenen, Beindrüsen, auf welch beide im speziellen Teil nicht näher eingegangen wird. Sie bestehen, nach Claus, aus zwei grossen nebeneinander gelegenen Drüsenzellen (Fig. 411), welche zwischen sich eine kleinere Ampullenzelle fassen, in der ein ampullenförmiger Sammelraum

Fig. 410. *Branchipus stagnalis*, Querschnitt des Thorax. *Ep* Epiderm, *Gg* Ganglion, *At.Pl* Atemplatte, *Dr* Bauchdrüsen, *Bor* Kante des proximalen Enditen mit Borste, *x* Borstenanschnitte anderer Enditen, *Ent* Enteron, *He* Herz, *l.z* Lymphzellen, *z* lymphoide Zellen, *Lä.*, *Tr.*, *S.M* Längs-, Transversal-, Sagittalmuskeln.

das in radial geordneten stäbchenförmigen Körnern auftretende Sekret enthält; eine schlanke Gangzelle, welche von einem feinen Kanal durchzogen ist, vermittelt die Entleerung der Ampulle nach aussen.

Dicht unter dem Epiderm, aber völlig von ihm gesondert, in der Leibeshöhle, liegt am Grund der

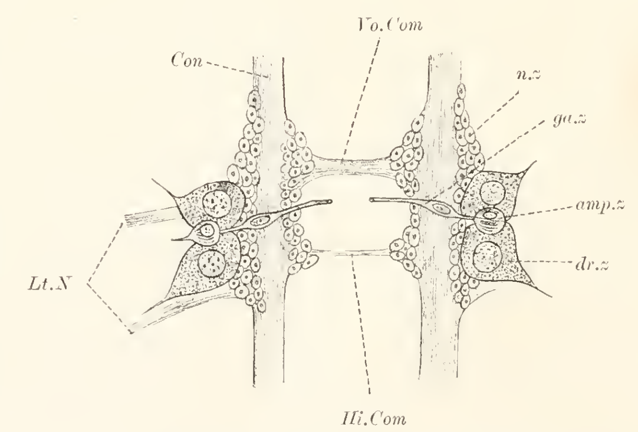


Fig. 411. *Branchipus stagnalis*, Ganglion des Bauchmarks. *Con* Connectiv, *Vo.* und *Hi.Com* vordere und hintere Commissur, *Lt.N* Lateralnerv, *dr.z* Drüsenzelle, *amp.z* Ampullenzelle, *ga.z* Gangzelle, *n.z* Nervenzellen. Nach CLAUS.

Bauchfurche das strickleiterförmige Bauchmark. Rechts und links vom Boden der Furche verlaufen, weit getrennt, die paarigen Konnektivstränge, die segmental zu abgeplatteten, schräg gegen die Extremitäten hin geneigten, Ganglien anschwellen. Die Ganglien sind durch eine vordere und eine hintere Kommissur verbunden; es entspringen von ihnen am freien, schräg nach abwärts geneigten, Rande Nerven, welche zur Muskulatur und zu den Borsten hin verlaufen. Näheres über die feinere Struktur der Ganglien, Nerven und Faserendigungen siehe bei *Astacus*.

In der Mitte zwischen dorsaler und ventraler Mediallinie liegt das kreisrunde Enteron des Mitteldarmes, das von einem niedrigen Epithel gebildet wird.

Vom Mesoderm ist auf den Thorakalschnitten nur Füllgewebe und das Herz getroffen. Die Muskulatur durchsetzt, locker angeordnet, die geräumige Leibeshöhle. Sie gliedert sich in die mächtig entwickelte, aber in einzelne Muskelmassen aufgelöste, Ektopleura, in die sehr zarte Entopleura und in die als Transversalmuskulatur entwickelte Mesopleura. Die Ektopleura zeigt vier starke Längsmuskeln, von denen zwei dorsal, rechts und links vom Darm, zwei ventral, rechts und links vom Bauchmark, liegen. Eine Ringmuskulatur fehlt vollständig; sie erscheint umgebildet und aufgelöst in die absteigenden Extremitätenmuskeln, von denen wir im Rumpfe jederseits eine laterale und eine mediale Gruppe unterscheiden. Die laterale Gruppe entspricht den Sagittalmuskeln von *Peripatus*. Sie besteht (Claus) aus einem vorderen, an der vorderen Segmentgrenze entspringenden, Bündel, welches, verstärkt durch ein vom vorausgehenden Segmente stammendes Bündel, die Extremität nach vorn zieht, und aus einem mächtigeren hinteren Bündel, das im mittleren und hinteren Segmentbereiche am Rücken entspringt, steil nach abwärts verläuft und den Extremitätenstamm dorsalwärts hebt. Die mediale Muskelgruppe besteht nur aus wenigen, die Extremität gegen die Bauchseite hin bewegenden, Bündeln, die vorn (Protraktoren) und hinten (Retraktoren) im Segment entspringen. Auf die Verteilung der Muskeln in den Extremitäten selbst kann hier nicht eingegangen werden.

Die Entopleura wird von einer sehr dünnen Ringmuskellage gebildet. Die Mesopleura besteht ausschliesslich aus den kräftigen Transversalmuskeln, welche jederseits am Boden der Bauchfurche mit dünner Sehne inserieren und schräg dorsolateralwärts verlaufen, dabei sich stark ausbreiten und mit flächenhaft entwickelter Endsehne einerseits die dorsalen Längsmuskeln durchbrechen, andererseits direkt an die Seitenwand des Rumpfes herantreten, aber auch Beziehungen zu den ventralen Längsmuskeln aufweisen. Weiter sind die Ringmuskeln des Herzens hier zu erwähnen.

Zum Füllgewebe gehören auch die Grenzlamellen unter den Epithelien (Haut, Darm), die Muskelsehnen, Lymphzellen und grosse, hier als lymphoide Zellen bezeichnete, Elemente, die einzeln oder in Strängen im Schnitte liegen und den Charakter von Fettzellen annehmen können, gewöhnlich aber ein mehr embryonales Aussehen wahren.

Von Gefässen ist nur das dünnwandige, muskulöse Herz entwickelt, das dorsal über dem Darm liegt und im hinteren Teil jedes Segments von einem lateralen Ostienpaar durchbrochen wird. Es setzt

sich im Kopf in eine kurze Aorta fort, die sich in die Leibeshöhle öffnet. Das Blut strömt im Herzen und in der Aorta von hinten nach vorn, in der Leibeshöhle von vorn nach hinten, und gelangt durch die Ostien wieder ins Herz, nachdem es in den Kiemen (Epipoditen) arteriell geworden ist.

Epiderm.

Das Epiderm besteht, ausser an den Borsten, allein aus Deckzellen von eigenartiger Beschaffenheit. An jenen Regionen, wo keine Muskelfasern zur Haut treten, also z. B. vielfach seitlich am Rumpf und dorsal über dem Herzen, erscheinen die Zellen mitsamt den Kernen stark abgeplattet. Zellgrenzen sind nicht zu unterscheiden, wenn auch jedenfalls vorhanden. Das Sarc lässt eine fädige Gerüststruktur nur undeutlich erkennen; doch kann man aus den Bildern schliessen, dass an der ausgedehnten Oberfläche Fäden enden, die unterhalb in der Hauptsache flächenhaft verlaufen dürften. Die Oberfläche trägt die Cuticula, welche durch einen schmalen Aussensaum getrennt ist; meist hebt sie sich an den Präparaten leicht vom Sarc ab. Sie ist von geringer Dicke und, wie es scheint, ungeschichtet; eine faserige Struktur ist nicht zu erkennen. Der Kern enthält reichlich Nucleom und einen Nucleolus; in der Kernregion springt die Zelle gegen innen vor. Die basale Zellfläche wird von einer sehr feinen Grenzlamelle, die sich mit der van Gieson-Färbung rötet, überzogen.

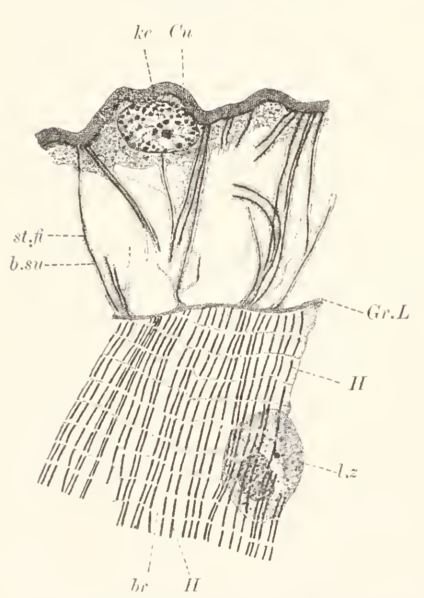


Fig. 412. *Branchipus stagnalis*, Haut. *Cu* Cuticula, *ke* und *st.fi* Kern und Stützfibrille einer Deckzelle, *b.su* Bindesubstanz, *Gr.L* Grenzlamelle, *l.z* Lymphzelle, *br* Quernetz, *H* Hauptstreifen der Muskelfibrillen einer Sagittalfaser.

An den Muskelinsertionen ist das Bild (Fig. 412) wesentlich anders. Die Sarcfäden treten hier als Fibrillen lokal deutlich hervor und bilden Säulchen (Claus) von verschiedener Länge, die sich mit der Muskelsehne verbinden. Die Fibrillen sind völlig gestreckt, glatt begrenzt, schwärzen sich leicht und wahren ihre Dicke vom basalen, in der Sehne gelegenen Ende, bis zur Oberfläche. Der Aussensaum zwischen Cuticula und Säulchen ist hier meist nur sehr schmal; er wird deutlich von den Fibrillen durchsetzt, die direkt an der Cuticula inserieren oder, wahrscheinlicher Weise, da wir eine Entstehung der Cuticula wie bei den Würmern annehmen dürfen (siehe *Astacus*), in sie eingehen. Doch erscheinen die Fibrillen im Aussensaum dünner, färben sich hier nicht und verteilen sich auf einen breiteren Bereich als im Säulchen. An der Grenze des Saumes sind oft schwärzbare Körner zu unterscheiden. Meist erkennt man neben den Fibrillen der Säul-

chen auch Fäden, die in gebogenem Verlaufe vom Säulchen abzweigen und distal in die anstossenden Sarcstrecken eintreten. Die seitlichen Flächen der Säulchen sind von einer zarten Grenzlamelle der beschriebenen Art überzogen. Das basale Ende senkt sich in dickere Bindelamellen ein, welche die Endflächen der Muskeln überziehen (Sehnen), und läuft in diesen frei aus. — Oft liegt ein Kern in ein Säulchen eingesenkt, das dann stumpf kegelförmig erweitert ist und ein grosses Insertionsgebiet an der Cuticula aufweist. In manchen Fällen gewinnen die Säulchen beträchtliche Länge, sind dann meist aber nur von geringer Dicke. Die mechanische Bedeutung der Säulchen liegt in der Uebertragung des Muskelzuges auf die feste Cuticula.

Durch die Beziehung der Säulchen zu den flächenhaft entwickelten Muskelsehnen entstehen Lakunenräume, welche einerseits von den Sehnen, andererseits von der zarten Grenzlamelle, welche die Säulchen und die basale Fläche der dünnen Sarclagen überzieht, eingekleidet werden und mit der Leibeshöhle kommunizieren. Diese Räume liegen daher, wie aus der gegebenen Beschreibung hervorgeht, nur scheinbar im Epiderm selbst. Sie enthalten Lymphzellen, wie sie auch in der Leibeshöhle allenthalben verstreut sind.

Sehr schön ist die eigenartige Ausbildung des Epiderms in den Atemplatten der Extremitäten (Fig. 413) zu studieren. Jeder cuticularen Lamelle des Podits liegt eine flache Sarcschicht mit eingestreuten Kernen an. Beide Schichten sind durch Fibrillensäulchen verbunden, die meist schlanke Form besitzen und den Zellen angehören. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin sieht man deutlich die geschwärzten Fibrillen der Säulchen von der Cuticula jeder Seite aus bis etwa zur Mitte des Poditquerschnitts verlaufen, wo sie undeutlich werden. Die Fibrillen beider Epithelflächen gehen nicht ineinander über; sie werden vielmehr nur durch Bindesubstanz, welche auch die Säulen seitlich einscheidet, zusammengehalten. Jedes Säulchen stellt derart eine Doppelbildung dar (über die Herleitung der Bindesubstanz siehe unten).

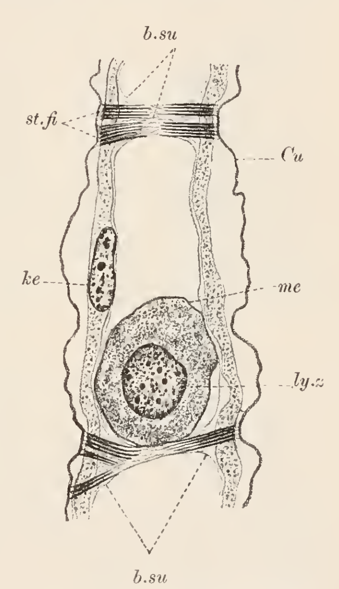


Fig. 413. *Branchipus stagnalis*, Atemplatte. *Cu* Cuticula, *ke* Kern einer Deckzelle, *st.fi* Stützfibrillen derselben, *b.su* Bindesubstanz, *ly.z* lymphoide Zelle, *me* Membran ders.

An der Basis der Borsten ist das Epiderm wesentlich verändert. Ein dicker Zellzapfen unterbricht das niedrige Epithel und ragt weit nach innen vor. Er besteht aus spindeligen Zellen, die unter dem Epithelniveau durch den ellipsoiden Kern geschwellt werden und sich basal in eine Nervenfaser, distal in einen perzeptorischen Fortsatz ausziehen, der mit den anderen gemeinsam in die hohle Borste eindringt und hier weit zu verfolgen ist (perzeptorischer Terminalstrang (vom Rath). Die spindeligen Zellen repräsentieren also Sinnesnervenzellen (Retzius), die, wie es scheint (vom Rath), allen Borsten von *Branchipus* zukommen. Besonders günstig sind sie an

den Enditenborsten zu studieren. Im Bereich des eigentlichen Epithels ist der Terminalstrang von einem Kranz schlanker Deckzellen mit schmalen Kernen umgeben, die sich auch in die Borste fortsetzen und deren Matrixzellen (Borstenzellen) repräsentieren. Besondere kleinkernige Hüllzellen in unmittelbarer Umgebung des Terminalstrangs und Ganglions, wie sie am Nerven vorkommen, konnten bei *Branchipus* nicht unterschieden werden; sie kommen aber bei anderen Formen gewöhnlich vor (vom Rath). Es fragt sich, ob alle Zellen des Ganglions nervöser Natur sind; einzelne umfangreichere ganz basal gelegene Zellen erinnern in Hinsicht auf den polymorphen Kern an die lymphoiden Zellen und stellen vielleicht derartige angelagerte Elemente vor. — Die feinere Struktur der Borstenwand und ihre Bildung ist nicht näher bekannt; hier wird der Bau der verschiedenen Borsten nicht weiter berücksichtigt. Es sei nur erwähnt, dass die Borstenwand sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt und durch van Gieson-Lösung nicht rot gefärbt wird; sich in beiderlei Hinsicht also von der eigentlichen Cuticula unterscheidet.

Die Sinneszellen sind bei allen Borsten der Arthropoden, welche eine Sinnesfunktion äussern, nachgewiesen worden (Leydig, Claus, vom Rath, Retzius, Bethe u. a.). Sie treten am schärfsten hervor bei Golgi-Schwärzung oder vitaler Methylenblaufärbung. Die von den Zellen ausgehenden sensiblen Nervenfasern begeben sich in die Centren, wo sie sich **T** förmig aufteilen. Häufig gehört nur eine Zelle zu einer Borste, in anderen Fällen finden sich deren mehrere, welche ein kleines längliches Ganglion bilden, das bald näher, bald weiter entfernt, vom Epiderm liegt.

Enteron.

Der Bau des Enteroderms ist ein überaus einfacher. Es besteht allein aus cylindrischen Nährzellen von geringer Höhe, die einen niedrigen Stäbchensaum tragen und den runden Kern in fast basaler Lage zeigen. Das Sarc ist deutlich längsfädig struiert und enthält vielfach körnige Einlagerungen. Im Kern tritt ein grosser Nucleolus scharf hervor. Schlussleisten sind vorhanden (siehe auch die Beschreibung von *Astacus*). Eine dünne Grenzlamelle liegt dem Epithel äusserst innig an.

Muskulatur.

Die Längsmuskeln, mit denen wir beginnen, bestehen aus wenigen grossen Myen, die dicht aneinander gepresst liegen, nur durch das zarte Myolemm von einander geschieden. Die Muskelfibrillen, welche den grössten Teil eines Myonquerschnitts einnehmen und die eigentlichen Muskelfasern bilden, liegen axial und sind umgeben von Resten undifferenzierten Sarcs, welches die Kerne enthält. Das Sarc findet sich am reichlichsten an jenen peripheren Teilen eines Myons, welche die Aussenfläche des Muskels bilden; im Innern des Muskels stossen die Fasern meist so dicht an das Myolemm, dass Letzteres oft nur schwer zu verfolgen ist, somit die Abgrenzung der benachbarten Myen nicht leicht fällt. An solchen Stellen sind auch nur vereinzelt Kerne zu finden; sie fehlen ferner an den freien Enden der Fasern, wo diese an die Sehne sich ansetzen; ausnahmsweise nur liegt ein Kern zwischen die Fibrillen eingelagert. Die Kernverteilung im Sarc ist eine unregelmässige, manchmal liegen mehrere dicht bei-

sammen; Grösse und Aussehen wechselt beträchtlich. Alle Myen enden ungeteilt an bindigen Sehnen (siehe Bindegewebe), bald mit breiten, bald mit spitz auslaufenden Enden.

In der Faser ist zwischen Fibrillen und einer hyalinen Zwischensubstanz (Perifibrillärsubstanz) zu unterscheiden; das Sarc zeigt längsfädige Struktur, eingelagerte Kerne und oft reichlich Körner (Myochondren). Die Myofibrillen liegen auf dem Querschnitt nicht gleichmässig verteilt, sondern wohl immer zu mehreren, aber stets nur zu wenigen, dicht aneinander angelagert und bilden derart Muskelsäulchen. Uebrigens ist diese Säulchenbildung nur angedeutet und erscheint als Vorstufe der viel schärferen Gliederung des Faserquerschnitts bei *Astacus* oder bei den Tracheaten.

Vom Myolemm aus dringen Septen in die Fasern ein, wodurch letztere in Regionen gegliedert werden. Durch solche Regionenbildung erscheint oft die Begrenzung der einzelnen Myen verwischt und es bleibt dann fraglich, was als Einheit aufzufassen ist. Die Septen dürften vielleicht vielfach das Myolemm ursprünglich selbständiger Myen darstellen. Uebrigens ergiebt sich aus Befunden an jungen Tieren (Fig. 414), dass ein vielkerniges Myon durch Aneinanderlagerung einkerniger Myoblasten entsteht.

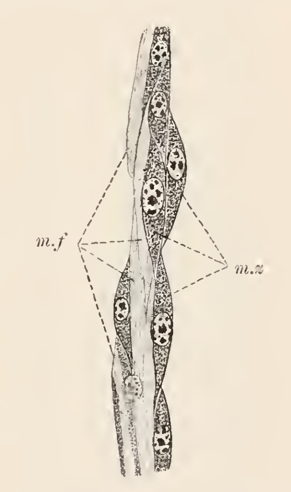


Fig. 414. *Branchipus stagnalis*, jung, Bildung eines Myons. *m.z* Myoblasten, sich aneinanderlegend, *m.f* von diesen gebildete Muskelfaser.

An Querschnitten ganz junger Tiere ist die Bildung der Muskulatur gut festzustellen. Spindelförmige Myoblasten legen sich zunächst in Reihen hintereinander. Bei Entwicklung der Faser wachsen sie mehr und mehr in die Länge und schieben sich nebeneinander entlang, wobei zunächst sowohl die Fasern, als auch die undifferenzierten Sarcmassen, besonders aber letztere, welche spitz auslaufen, gesondert erscheinen. Später liegen die Kerne in einem einheitlichen Sarc und die Fasern sind zu einer einzigen kräftigen verschmolzen. Derart entstehen die Myen, welche also Syncytien vorstellen und in denen auch Kernvermehrungen stattfinden. Bei *Lernaea branchialis* beobachtete Pedaschenko die gleiche Bildungsweise. Wichtig erscheint die Uebereinstimmung dieser Befunde mit denen an der Salamanderlarve (siehe dort). Die Entstehung der Myofibrillen selbst konnte bei *Branchipus* nicht verfolgt werden; doch unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass die Fibrillen aus den Fäden des Sarcs hervorgehen.

Bei der Betrachtung der einzelnen Bestandteile der ausgebildeten Myen beginnen wir mit dem Myolemm und mit den Septen. Beide stimmen strukturell mit einander überein. Es sind zarte Membranen mit längsfädiger Struktur, die sich mit der van Gieson-Färbung leicht röten. Sie stammen ohne Zweifel vom Myon, mit dessen Fibrillen sie durch Brücken verbunden sind (siehe unten).

Die Myofibrillen sind quergestreift. Zu unterscheiden ist zwischen der eigentlichen Querstreifung, die auf die einzelnen Fibrillen beschränkt ist, und einer Querverbindung der Fibrillen untereinander. Durch die Letztere werden die Fibrillen in Segmente

gegliedert. Jede Querverbindung besteht aus einer leichten kornartigen Anschwellung der Fibrille (Z = Zwischenstreifen), die an der kontrahirten Fibrille nicht zu unterscheiden ist, und aus den Brücken, die sich zwischen den benachbarten, in gleicher Höhe gelegenen Zwischenstreifen ausspannen. Da sich nicht entscheiden lässt, ob die Brücken faden- oder membranartig ausgebildet sind, ist die alte Bezeichnung Quermembranen beizubehalten. Die Quermembranen stehen in direktem Zusammenhange mit dem Myolemm und mit den Septen. Sie durchsetzen auch das Sarc der Fasern, wobei sie mit den Fäden desselben Verbindung eingehen dürften. Durch die Quermembranen wird die ganze Muskelfaser in gleichhohe Muskelfächer zerlegt.

Die eigentliche Querstreifung zeigt je nach der Kontraktion der Fibrille ein anderes Bild. Während die Quermembranen und Z immer vorhanden sind, und bei starker Kontraktion nur durch die Ausbildung von C undeutlich werden, zeigen die Segmente bei der Erschlaffung wesentlich andere Streifen als bei der Verkürzung. Diese Querstreifen entsprechen einer verschieden substantiellen Beschaffenheit des Segments an verschiedenen Punkten. Stets lässt sich am ungefärbten Segment ein Wechsel von glänzenden und matten, am gefärbten von farbigen und blassen, am mit Eisenhämatoxylin geschwärzten von dunklen und hellen, bei Untersuchung im polarisierten Lichte ein Wechsel von doppel- und einfachbrechenden (anisotropen und isotropen) Abschnitten, beobachten. Aber die bei Färbung besonders deutlich hervortretenden Abschnitte sind im Stadium der Kontraktion andere als im Stadium der Erschlaffung. Im letzteren wird das Segment fast seiner ganzen Länge nach geschwärzt. Ausser dem dunklen, aber sehr kurzen, Z sieht man einen langen, dunklen anisotropen Streifen im mittleren Bereich des Segments, der von beiden benachbarten Z nur durch einen schmalen hellen isotropen Streifen getrennt wird. Dieser lange anisotrope Streifen ist als Hauptstreifen (H) zu bezeichnen; die hellen isotropen Streifen heissen abgekürzt J. Meist ist H durch einen schmalen hellen mittleren Streifen (Jm) in zwei Hälften geteilt, welche die eigentlich charakteristischen Querstreifen (Q) repräsentiren. In anderen Fällen erscheint es in der Mitte besonders intensiv gefärbt (siehe unten).

Am kontrahirten Segment, das sich durch Kürze und beträchtliche Dicke vom erschlafften unterscheidet, ist in der Höhe von Z ein kräftiger anisotroper Streifen entwickelt, während im übrigen das Segment bis auf einen oft nicht näher zu unterscheidenden, kurzen, dunklen Mittelstreifen hell erscheint. Der in der Höhe von Z gelegne Streifen ist mit letzterem nicht identisch; er wird als Kontraktionsstreifen oder C bezeichnet. Jm erscheint stark verlängert und wird durch M, wie der dunkle Mittelstreifen abgekürzt zu bezeichnen ist, halbiert; es ist nicht völlig isotrop und unterscheidet sich dadurch von Jq, das am kontrahierten Segment gar nicht vorhanden ist.

Durch Vergleich vieler Bilder erkennt man, dass Uebergänge zwischen den verschiedenen Ausbildungen der Segmente (Fig. 415) vorliegen. Man kann drei Stadien unterscheiden. Das Erschlaffungsstadium zeigt die anisotrope Substanz des Segments, die wir kurz mit A bezeichnen wollen, am reichsten entwickelt und als H fast über das ganze Segment ausgedehnt. Es entwickelt sich das Uebergangsstadium mit zwei Q und Jm, das am häufigsten beobachtet

wird. Das dritte oder Kontraktionsstadium mit C leitet sich vom Uebergangsstadium durch Verlagerung von A bis in die Höhe der Quermembranen ab. Dabei vermindert A beträchtlich seine Quantität und verschwindet bei beginnender Erschlaffung an den Segmentenden ganz, während es zugleich in der Segmentmitte als M aufs neue auftritt und sich rasch zu H verlängert. Die manchmal zu beobachtende, besonders intensive, Schwärzung von H in der Mitte ist noch auf M zu beziehen.

Das Myosarc ist nicht allein an einem und demselben Myon, wie schon mitgeteilt, verschieden entwickelt, sondern auch bei verschiedenen Myen von ungleicher Mächtigkeit. Manche Extremitätenmuskeln zeigen schwache Fasern innerhalb dicken Sarcbelags. Hier ist an günstigen Stellen die längsfädige Struktur des Sarcs deutlich zu erkennen; auch die Quermembranen lassen sich verfolgen. Gewöhnlich ist das Sarc durch Vakuolenbildung (Fettanhäufung?) stark aufgelockert. Körnige Einlagerungen sind nicht immer nachweisbar (siehe *Astacus*).



Fig. 415. *Branchipus stagnalis*, Muskelfibrille. *Z* Zwischenstreifen, *Q*, *M*, *H*, *C* anisotrope, *Jq*, *Jm* isotrope Querstreifen.

Die Kerne sind ellipsoid geformt, oft stark abgeplattet, enthalten reichlich verstreutes Nukleom und einen oder ein paar Nucleolen.

Die cirkulären Myen der dünnen Entopleura zeigen die gleiche Fibrillenstruktur wie die übrigen Muskeln, nur liegen die Fibrillen (oder Fibrillensäulchen?) alle in einer einzigen flachen Schicht verteilt. Die in geringer Zahl vorhandenen Kerne liegen der Aussenfläche der breiten bandartigen Faser an. Die Transversalmuskeln entsprechen durchaus denen der Ektopleura.

Bindegewebe.

Die Verhältnisse liegen sehr eigenartig; es sind fast nur Bindesubstanzbildungen nachweisbar, während zugehörige Bindezellen bis auf wenige Punkte (siehe Herz) fehlen. Als Bindesubstanzbildungen sind die Muskelsehnen und Grenzlamellen anzuführen. Die Lamellen sind durchgehends sehr zart, dagegen die Sehnen oft sehr kräftig. An den Ansatzstellen der Epidermsäulchen an den Sehnen sind diese mit den Lamellen eins. Die Sehnen sind gewöhnlich flächenhaft am Muskelende entwickelt und breiten sich unter dem Epiderm oder zwischen anderen Muskeln, an deren Myolemmen sie sich anlegen, aus. Derart entstehen Verbindungsplatten der Muskeln untereinander, die aber nur spärlich vorkommen.

Die Sehnen, als derbste Bindesubstanzbildungen, zeigen eine fein fibrilläre Struktur; die Bindefibrillen sind durch eine homogene Grundsubstanz verkittet. Besonders interessant sind die Sehnen der Transversalmuskeln. Am lateralen stark verbreiterten Muskelende umfassen sie ein beträchtliches Gebiet und sind zum Teil in Stränge aufgelöst, welche einzeln zu Epidermsäulchen in Beziehung stehen. Das dünne mediale Muskelende wird von einer röhrenförmigen Sehne eingefasst, die in einen kräftigen Strang ausläuft und dicht unter dem Epiderm sich zu einer derben Platte, an welcher eine grosse Menge Epiderm-

säulchen anhaften, ausbreitet, die allmählich seitlich verstreicht. Die Enden der Muskelfasern erscheinen direkt in die Sehne eingelassen und werden allmählich in ihr undeutlich.

Nach Claus stammen die Grenzlamellen und die Muskelsehnen mindestens zum Teil vom Epiderm, dessen Deckzellen sie basal ausscheiden sollen. Dieser Ansicht kann in Rücksicht auf die Verhältnisse bei anderen Arthropoden, wo die Sehnen und Lamellen unzweifelhaft Bindegewebsbildungen sind, nicht beigestimmt werden, wenn auch die Bildung von seiten des Bindegewebes nicht bekannt ist. Es dürften zugehörige Bindezellen bei der Entwicklung zu Grunde gehen; es könnten aber auch die erwähnten lymphoiden Zellen Bildner der Bindesubstanz sein, wie für manche Fälle während der Entwicklung von Claus erwiesen wurde.

Die lymphoiden Zellen werden von Claus als Fettzellen bezeichnet, zeigen aber gewöhnlich nicht den typischen Charakter letzterer, das ist lockermaschige Ausbildung des Gerüsts und reiche Einlagerung von Fetttropfen, sind vielmehr reich an Gerüst, in dem zwar feinere färbbare Granulationen, aber gewöhnlich nur spärlich Fetttropfen, vorkommen. Sie wahren mehr einen embryonalen Charakter und gleichen den lymphoiden Zellen des *Peripatus* (siehe dort). Ihre Grösse schwankt; eine Membran hebt sich meist scharf ab; der Kern ist gross, gewöhnlich mehrfach eingebuchtet (polymorph), reich an Nucleom und enthält einen oder ein paar Nucleolen. Meist sind die Zellen rund begrenzt, doch zeigen sie auch Fortsätze (Claus). Sie liegen vor allem ventral im Körper, zu Strängen geordnet, und in den Extremitäten.

Ueberall im Körper verstreut finden sich kleine Lymphzellen von verschiedener, meist rundlicher, Gestalt mit kleinem dunklem Kern und hellem Sarc, die der Ortsveränderung fähig sind.

Herz.

Das langgestreckte, fast den ganzen Körper durchziehende, Herz hat eine sehr zarte Wandung, die allein aus ringförmigen Muskelzellen gebildet wird. Ein Endothel fehlt vollständig. Die Muskelzellen sind äusserst abgeplattet und gleichen denen des Darmes, sind nur zarter als diese. Man unterscheidet am Querschnitt in der Herzwand ein inneres und äusseres Myolemm und dazwischen eine einfache Schicht von Fibrillen, die quergestreift und mit dem Myolemm durch zarte Quermembranen verbunden sind. Kerne finden sich zwischen der Fibrillenschicht und dem inneren Myolemm nur rechts und links je in einer einfachen longitudinalen Reihe, die besonders an jungen Tieren sich deutlich markiert. Es dürfte demnach die Wand aus rechts und links gelegenen einkernigen Myen bestehen, deren Abgrenzung gegen einander allerdings nicht gelingt (Claus).

Die Ostien sind mit kernhaltigen Klappen eingesäumt, die gegen das Herzlumen vorspringen.

An das Herz legen sich aussen überaus zarte verzweigte Bindezellen an, die zugleich am Darm oder am Epiderm oder an den Längsmuskeln inserieren. Sie erscheinen als schmale Bänder oder Fäden, die sich am Herzen gabeln und hier allmählich verstreichen. Auch zwischen Darm und dorsaler Längsmuskulatur vermitteln gleich beschaffene Zellen den Zusammenhang. Kleine schmale Kerne liegen

den zarten Sarcsträngen im freien Verlaufe oder am Herzen an. Es bleibt fraglich, ob nicht manche dieser Zellen Muskelzellen vorstellen, deren Fibrillen nur schwierig zu unterscheiden sind. Man könnte solche an das Herz herantretende Muskelfasern den Flügelmuskeln der Tracheaten, die als Dilatatoren des Herzens dienen, vergleichen.

Decapoda.

Astacus fluviatilis Fabr. und *Palaemon squilla* L., verschiedene Organe.

Thorakalhaut. (*Astacus fluviatilis*).

Der Thorakalpanzer entsteht als Hautduplikatur ontogenetisch vom Kopf aus. Da sich die Ansatzstelle der Duplikatur dorsal längs des Thorax nach rückwärts verschiebt, erscheint der Panzer im Bereiche eines über dem Herzen gelegenen Medialstreifens (Cardialregion) direkt zum Thorax gehörig; als eigentliche Duplikatur stellen sich nur eine kurze mittlere Falte am Thoraxende und die Kiemendeckel dar. Betrachtet wird in erster Linie die Struktur der Kiemendeckel. Letztere zeigen (Fig. 416) eine äussere Epiderm-

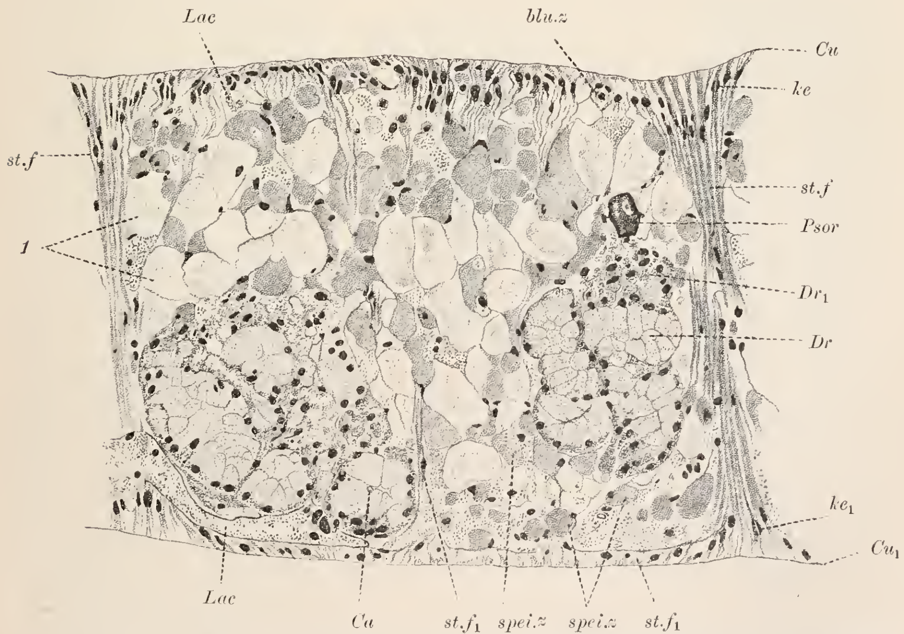


Fig. 416. *Astacus fluviatilis*, Schnitt durch den Kiemendeckel. *Cu* Panzer (nur basale Grenzfläche angedeutet), Cu_1 Cuticula der Innenseite (auch nur angedeutet), *st.f* und *ke* Stützfasern und Kerne des Aussenepiderms, $st.f_1$ und ke_1 desgl. des Innenepiderms, *Dr* Drüse, Dr_1 desgl mit entleerten Schleimzellen, *Ca* kapillares Lumen der Drüsen, *Lac* Lakunen, *blu.z* Blutzellen, *spei.z* Speicherzellen, *1* Leydig'sche Zellen erster Ordnung, *Psor* Psorospermienkapsel.

schicht, welche den Panzer des Kiemendeckels trägt, und eine innere, die nur mit einer, immerhin auch kräftigen, doch unver-

kalkten. Cuticula überzogen ist. Beide Schichten stehen untereinander in Verbindung, doch bleiben weite Lücken, in denen sich Schleimdrüsen, Bindegewebe, Nerven und Gefässe vorfinden. Am Medialstreifen sind der Haut Lymphdrüsen eingelagert, die in Arterien einmünden.

Epiderm. Das Epiderm wird allein von Deckzellen gebildet. In der Kardialregion sind diese von cylindrischer Gestalt und enthalten longitudinale Fäden, die locker verlaufen. Distal heften sie sich am Panzer an, basalwärts verstreichen sie am Bindegewebe. Der Kern liegt etwa in mittlerer Höhe, von einer Zellmembran ist nichts wahrzunehmen. Zwischen die Zellen dringen lokal Bindegewebe und enge Blutlakunen ein (siehe unten).

Am Kiemendeckel sind die Deckzellen von beträchtlicher Länge und stehen mit denen der anderen Epidermfläche durch Bindesubstanz in direktem Zusammenhang. In Folge der reichen Entwicklung anderer Gewebe innerhalb der Epidermduplikatur sind die Verbindungen zu isolierten Säulen zusammengedrängt, in welchen sich die faserartigen Zellen, zu Bündeln geordnet, von einem grossen Epidermbereich sammeln. An diesen Säulen sind die Deckzellen besonders charakteristisch ausgebildet. Die Fäden erscheinen als Fibrillen in dichter Anordnung; nur distal treten sie, leicht divergierend, etwas auseinander, derart, dass sich hier die Zellen mit den seitlichen Rändern berühren, während sie im übrigen, vor der bündelartigen Vereinigung, meist durch Lücken getrennt sind. Am distalen Ende sind die Fibrillen (Fig. 417) durch ein Korn (äussere Körnerreihe) geschwellt; darüber folgt ein meist kaum nachweisbarer schmaler Aussensaum und oberhalb desselben tritt die Fibrille in den Panzer ein, den sie als Cuticularfibrille durchsetzt (siehe unten). Der längliche Kern liegt der Faser, bald nahe am Panzer, bald in einiger Entfernung davon, dicht an; er ist einseitig rinnenartig ausgetieft und umgreift derart das Bündel sehr innig. Neben reichlichem Nucleom enthält er einen deutlichen Nucleolus. Die Faser wird im mittleren Bereiche zwischen beiden Epithelien von Bindesubstanz eingescheidet und endet

Fig. 417. *Astacus fluviatilis*, Panzer. A distales Ende einer Deckzelle und Zonen der Innenlage und Hauptlage. B Zone der Pigmentlage. *st.fi*, *äu.k* Stützfibrillen und äussere Körner der Deckzelle, *fi* Panzerfibrille, *El.Schi* Elementarschicht, *Ki.Schi* dickere Kittschicht, *Gr.Su* Grundsubstanz, *C* Kanälchen.

hier in nicht genau festzustellender Weise. Beide Epithelien verhalten sich hinsichtlich der Deckzellen gleichartig.

Der Panzer (Fig. 418) stellt die kolossal entwickelte Cuticula des äusseren Epiderms vor. Er besteht aus organischer (Chitin) und anorganischer (Kalksalze) Substanz. Beide sind aber, ähnlich wie beim Knochen, chemisch innig aneinander gebunden, so dass sie an Schliffen nicht unterschieden werden können; die organische eiweisshaltige Grundstruktur ist mit Calciumcarbonat und -phosphat durchtränkt und bildet mit diesen eine komplizierte chemische Verbindung, die, mit Wasser in Berührung gebracht, sich sofort dissociiert und dabei schwer lösliche Krystalle liefert, die gleichfalls neben den genannten Kalksalzen eine organische Substanz enthalten und ihrerseits wieder sehr unbeständig sind (Biedermann; siehe auch die Schlussbemerkung über die Verkalkung).

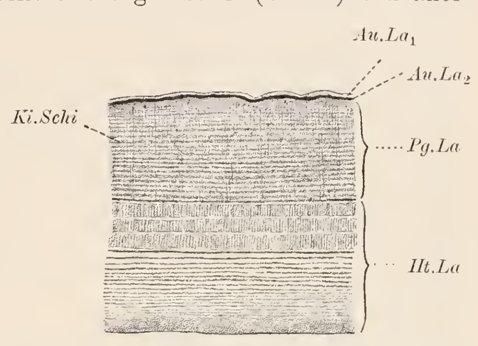


Fig. 418. *Astacus fluviatilis*, Schnitt durch den Panzer. *Au.La*$_1$ und *La*$_2$ äusserste und Aussenlage, *Pg.La* Pigmentlage, *Ht.La* Hauptlage (der unterste Teil wird als Innenlage unterschieden), *Ki.Schi* Kittschichten.

Sowohl am Querschliff durch den trockenen, mit Canadabalsam durchtränkten, Panzer, als auch am Querschnitt durch entkalktes Material, das am besten durch Fixieren mit Perenyi'scher Flüssigkeit genommen wird, unterscheidet man eine flächenhafte, der Oberfläche parallele, Schichtung, die in verschiedener Höhe ein verschiedenes Aussehen hat. Zu äusserst liegt nach der Bütschli'schen Nomenclatur die Aussenlage, die nur etwa sieben Mikra dick ist, sich intensiv färbt und homogen erscheint. Bütschli trennt von ihr noch eine, etwa ein μ dicke, äusserste Lage ab, die sich noch intensiver färbt und chemisch eine besondere Beschaffenheit zeigt, weder Chitin noch auch Cellulose ist. Unter der Aussenlage findet sich die dicke Pigmentlage, die deutlich geschichtet ist, und zwar aussen dichter als innen. Sie enthält ein rotes Pigment, das indessen an den Präparaten nicht als körnige Einlagerung nachweisbar ist, vielmehr leicht und vollständig durch den Alkohol in Lösung geht. Wieder unter der Pigmentlage liegt die mächtigste Lage des Panzers, die Hauptlage. Sie ist gleichfalls deutlich geschichtet, vor allem gegen die Pigmentlage hin, wo ihre Schichten die der letzteren weit an Dicke übertreffen. Gegen innen zu wird die Schichtung immer zarter und ist in der Nähe des Epithels nur schwer noch erkennbar. Man trennt diesen innersten Bezirk der Hauptlage, welcher nach Williamson und Vitzou unverkalkt sein soll (von Bütschli bezweifelt), als Innenlage von der eigentlichen gröber geschichteten Hauptlage ab.

Der Panzer wird seiner ganzen Dicke nach von den erwähnten Cuticularfibrillen durchsetzt, die, wie schon Tullberg vermutete, direkte Fortsetzungen der in den Deckzellen eingelagerten Fibrillen sind. Durch Kochen in Königswasser (Tullberg) oder in Natronlauge (v. Nathusius), sowie durch Zerzupfen dünner Querschnitte (Tullberg), sind sie isoliert darzustellen. Im Gegensatz zu den Fibrillen im

Zellleibe nehmen sie Eisenhämatoxylin nicht an, sind daher nur schwierig, aber doch mit Sicherheit im Schnitte zu erkennen. Zwischen ihnen findet sich eine homogene Kittsubstanz, welche die Schichtung bedingt, indem sie regionenweis dichtere Beschaffenheit zeigt. Jede Schicht besteht aus einer unteren hellen und einer oberen dunklen und dichten Zone, die beide in der Innenlage etwa gleiche, sehr geringe Breite haben. Beim Uebergang in die eigentliche Hauptlage verdicken sich zunächst beide, später aber allein die helle Zone, während die dunklere ein bestimmtes geringes Dickenmaass nicht überschreitet. In den hellen Zonen erfolgt leicht eine Spaltung des Panzers entsprechend der Schichtung. Die Verbindung der Fibrillen untereinander ist in den dunklen Kittschichten eine so innige, dass leichter die Fibrillen als die Schichten zerreissen. Uebrigens sei bemerkt, dass zur Untersuchung der Fibrillen *Carcinus* ein besonders günstiges Objekt ist.

Die Aussenlage enthält jedenfalls eine Kittsubstanz von eigenartiger chemischer Beschaffenheit (siehe oben). In dieser, wie in allen dicken Kittlagen, sind wieder dicht gestellte zarte Schichtlinien zu unterscheiden, die wohl als elementare Schichtung aufzufassen sind und auch in den dicken hellen Lagen vorkommen dürften. Wenigstens sprechen dafür die Angaben Bütschli's, die für einen im grossen und ganzen sehr gleichmässig netzigen Bau der ganzen Cuticula eintreten. Als vertikale Netzfasern dienen die Cuticularfibrillen, als horizontale Fasern brückenartige Zusammenhänge derselben, welche die Elementarschichten repräsentieren. In der Innenzone würden die vorhandnen, sehr dünnen, Kittschichten als Elementarschichten zu bezeichnen sein.

Mit dieser Auffassung der Krebscuticula stehen auch weitere Beobachtungen Bütschli's gut im Einklang, nach welchen die engen Innenräume der Netze oft lufthaltig an Schliffen sind. Bei der Austrocknung des Panzers schrumpft die minder dichte Grundsubstanz; dadurch entstehen zwischen den Netzfasern leere Räume, in welche die Luft eindringen kann. Regelmässig mit Luft erfüllt sind am unentkalkten getrockneten Panzer die sogenannten Kanälchen, die seit langem bekannt sind. Flächen- und Querschliffe zeigen den Panzer von eng verteilten und selbst sehr engen Kanälchen durchzogen, die am Flächenschliff, je nach der Einstellung des Tubus, als sehr helle oder sehr dunkle Punkte scharf hervortreten. Ihr Durchmesser ist immer gleich, ihre Verteilung dagegen nicht völlig regelmässig. Sie durchsetzen alle Lagen des Panzers (Bütschli), münden aber nicht nach aussen aus. Ihr Verlauf ist ein leicht spiralig gewundener und zwar verhalten sich sämtliche Kanälchen in den verschiedenen Schichten der einzelnen Lagen übereinstimmend, so dass hierdurch die Schichtung an Deutlichkeit gewinnt. Am besten ist die Spiraldrehung in den unteren Schichten der Pigmentlage, sowie in den dicken Schichten der Hauptlage zu erkennen. Jeder Schicht entspricht hier eine völlige Spiraldrehung; die eine Hälfte fällt in die helle, die andere in die dunkle Zone. Da diese Zonen verschieden dick in den betreffenden Schichten sind, ist auch die Krümmungsintensität der Kanälchen entsprechend verschieden. Dabei sei hervorgehoben, dass an der Krümmung die Faserung sich nicht beteiligt. Vielmehr sieht man auch in den dunklen Zonen, wo die Krümmung der Kanälchen am stärksten ist,

die allerdings nur schwierig zu erkennenden Fibrillen ziemlich gestreckt verlaufen.

Die Kanälchen sind auch an Schnitten zu unterscheiden und daher als eine normale Struktur aufzufassen. Sie entsprechen jedenfalls Bahnen flüssiger Substanz (Zwischensubstanz), die im Panzer sich dauernd erhalten und erweisen, dass der Panzer, trotz seiner Kalkeinlagerung, kein totes Gebilde darstellt. Ein Zusammenhang der Kanälchen mit dem unterliegenden Gewebe wurde nicht festgestellt, ist aber in hohem Grade wahrscheinlich. Eine eigene Wandung fehlt ihnen durchaus; sie sind nichts anderes als Lücken in der Kittsubstanz, deren Anordnung und Verlauf in Beziehung zu den Fibrillen steht. Man kann sagen, dass auf etwa 2, 3 Fibrillen des optischen Querschnittes ein Kanälchen kommt.

Die bis jetzt mitgeteilten Beobachtungen über die Bildung des Krebspanzers bei den jährlichen Häutungen erwiesen (Tullberg), dass die Deckzellen selbst mit ihren distalen Teilen in den Panzer eingehen. Die Panzerbildung stellt sich also als Wachstumsvorgang der Deckzellen dar, womit die Abscheidung einer kalkhaltigen Kittsubstanz zwischen die longitudinalen Zellfibrillen verbunden ist. Die Kalksalze dürften mindestens indirekt dem Blut entstammen. Wenigstens konnte Biedermann im Blut die gleichen Krystalle durch Eintrocknung nachweisen, die sich aus Stücken des Panzers bei Berührung mit Wasser sofort ausscheiden.

Auf die Skulptur des Panzers, sowie auf die an der Innenseite des Kiemendeckels befindlichen Borsten kann hier nicht eingegangen werden. Näheres über Borsten siehe bei *Branchipus*.

Schleimdrüsen. Im Kiemendeckel finden sich verästelte tubulöse Schleimdrüsen, welche an der inneren Deckelseite in den Kiemenraum ausmünden. Sie gleichen den von Cuénot bei Dekapoden beschriebenen Schleimdrüsen der Kiemen, die aber, nach Cuénot, dem Flusskrebs völlig fehlen. Jeder Tubulus besteht aus einer einfachen Schicht ziemlich voluminöser pyramidaler Zellen, deren schmales distales Ende ein äusserst enges Lumen (Centralkapillare) begrenzt. Innerhalb der Zellen selbst finden sich feine, sich verästelnde, Sekretkapillaren (intracelluläre Kapillaren), die in die Centralkapillare einmünden. Die letztere zeigt eine dunkle Intima, die als Limitans der Sekretzellen aufzufassen und von einem homogenen Saum umgeben ist, dessen Bedeutung fraglich bleibt. Das Sarc enthält ein gleichmässig netziges Gerüst; Sekretkörner waren an den vorliegenden Präparaten nicht vorhanden. Nach Cuénot färbt sich das Sekret der gleichgebauten Kiemendrüsen mit Thionin blau mit einem Stich ins Rötliche, stellt also Schleim dar. Der Kern liegt einseitig an der Zellbasis; er färbt sich intensiv.

Die Art der Ausmündung konnte nicht sicher festgestellt werden. Die Centralkapillaren setzen sich in gleichfalls enge Gänge fort, die gewunden verlaufen. Man findet an ihnen einzelne platte Kerne, die zu dem sehr dünnen Epithel gehören. Diese Ausführgänge konnten nicht bis zur Ausmündung verfolgt werden; doch dürften die Verhältnisse wie bei den Kiemendrüsen liegen, wo sie gesondert durch die Cuticula hindurch ausmünden.

Die Zellen erscheinen oft stark zusammengeschrumpft und dann von dichterem Sarc, dem einzelne Vakuolen eingelagert sind, erfüllt. Wahrscheinlich handelt es sich um regenerierende Zellen.

Bindegewebe. Das Bindegewebe der Haut (Fig. 419) wird fast ausschliesslich von einem blasigen Zellgewebe gebildet, dessen



Fig. 419. *Astacus fluviatilis*, Hautschnitt. *1, 2, 3* LEYDIG'sche Zellen erster, zweiter, dritter Ordnung, *Int* Intima eines Gefässes, *Lac* Lacunen, *blu.z* Blutzelle, *me* Membran von Zellen erster Ordnung.

Zellen im Innern nur ein sehr locker fädiges Gerüst und aussen eine dünne, aber resistente, gleichfalls von Fäden gebildete, Membran aufweisen. Der Kern liegt meist wandständig, gelegentlich auch im inneren Fadenwerk. Die Zellen sind im allgemeinen von rundlicher Form, durch den gegenseitigen Druck in den Konturen beeinflusst. Ueber ihre feinere Struktur siehe Näheres bei Enddarm, wo sie leichter zu konservieren und daher gewöhnlich besser erhalten sind. Diese Zellen sind nach ihrem Entdecker als LEYDIG'sche Zellen, und zwar als solche erster Ordnung zu bezeichnen.

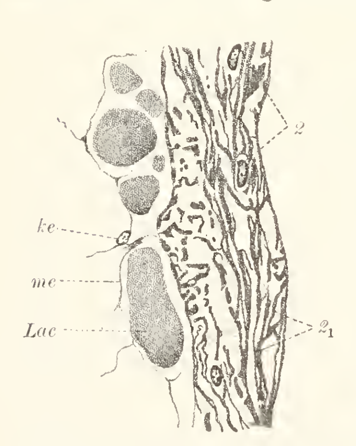


Fig. 420. *Astacus fluviatilis*, Hautschnitt. *2* LEYDIG'sche Zellen zweiter Ordnung, 2_1 Faserbalken von Zellen zweiter Ordnung, *me* Membran, *ke* Kern von Zellen erster Ordnung, *Lac* Lacunen.

Neben den geschilderten Zellen kommen andere (Fig. 420) vor, die strukturell einen höheren Differenzierungsgrad aufweisen, aber, wie Uebergänge erweisen, nicht scharf von jenen zu sondern sind. Sie zeigen langgestreckte Form und das Gerüst zum Teil zu derben längsverlaufenden Fasern und schmalen Lamellen verdichtet. Auch die Wandung ist nicht gleichartig, sondern streifig verdickt. Der Kern liegt in Resten lockerfädigen Sarcs zwischen den Balken, Fasern und Lamellen, durch deren Entwicklung oft die Zellkonturen verwischt erscheinen.

Diese Zellen werden hier als LEYDIG'sche Zellen zweiter

Ordnung bezeichnet. Durch ihr Auftreten kommen Stützbildungen zustande, wie sie in der Umhüllung von Organen, z. B. im Perineurium des Bauchmarks, nachweisbar sind. In der Haut finden sie sich parallel zum Epiderm dem blasigen Zellgewebe eingelagert, zum Teil als Grenzlamelle funktionierend. Wenn die Ausbildung von Fasern eine besonders reiche ist und dementsprechend vom lockeren fädigen Sarc nur Spuren übrig bleiben, gewinnt das Gewebe Aehnlichkeit mit echtem fasrigem Bindegewebe, für das es gewissermaassen als Ersatz eintritt. Stets liegt aber der fundamentale Unterschied vor, dass sich bei dem Zellengewebe die Faserung vom Zellgerüst ableitet, während sie beim echten Bindegewebe durch fibrilläre Erstarrung einer von den Zellen abgeschiedenen Grundsubstanz entsteht. Echte Bindesubstanz in selbständiger Entwicklung kommt bei *Astacus* z. B. am Kaumuskel vor (siehe dort); bei dem Zellengewebe bildet sie den verbindenden Kitt zwischen den Zellfäden, welche als Fibrillen zu Fasern oder Lamellen verklebt erscheinen.

Als Leydig'sche Zellen dritter Ordnung seien Zellen bezeichnet, die wir an den Gefässen antreffen und auf deren Schilderung hier sogleich eingegangen werden soll. Allen Gefässen der Arthropoden, ebenso wie der Leibeshöhle derselben, fehlt ein Endothel. Die Wand sowohl der Arterien wie der Venen zeigt eine innere Grenzlamelle[1]) (Intima), die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt, eine mittlere ein- oder mehrschichtige Zellenlage, welche Bildnerin der Intima ist, und eine äussere Grenzlamelle (Externa oder Adventitia), deren Stärke gleichfalls wechselt. Muskeln fehlen vollständig (siehe bei Blutdrüse); die 3 Lagen sind bei den Arterien stärker als bei den Venen. Sowohl die Intima, wie die Adventitia, sind Bildungsprodukte von Bindezellen, die wir als Leydig'sche Zellen dritter Ordnung bezeichnen können, weil das Gerüst in die Lamellen eingeht, diese aber nur einseitige Bildungen der Zellen sind, deren übrige Seitenflächen nur mit zarten Membranen an die benachbarten Zellen stossen. Der Uebergang der Gefässwand in die der Blutlakunen erfolgt einfach dadurch, dass die Wandungszellen den Charakter Leydig'scher Zellen erster Ordnung annehmen.

Gefässe kommen, ebenso wie Lakunen, in der Haut reichlich vor. Sie enthalten Elemente von zweierlei Art. Am häufigsten sind kleine helle Lymphzellen (Leukocyten), die oft die Gefässe fast völlig erfüllen. Sie sind von wechselnder, im kontrahierten Zustand abgerundeter, Gestalt und besitzen das Vermögen der Ortsveränderung, das besonders in den Lakunen, weniger in den Gefässen (Löwit), zur Geltung kommt. Sie entwickeln kurze lappige oder spitze Pseudopodien. Das Sarc ist von heller Beschaffenheit oder nur fein granulär struiert. Im Kern liegt reichlich Nucleom, zum Teile grobe Brocken bildend; ein Nucleolus ist nicht zu unterscheiden. Diese hellen Lymphzellen sind phagocytärer Natur (Cuénot); sie nehmen injicierte Tuschekörner auf und häufen sich dann in den Lakunen lokal massenhaft an. Eine Vermehrung erfolgt durch direkte Kernteilung (siehe auch unten Blutdrüse).

Die zweite Art sind körnige, eosinophile Lymphzellen,

[1]) Gegen die spezifischen Färbungen elastischen Gewebes verhält sich die Lamelle ziemlich ablehnend; sie kann deshalb nicht als elastisch bezeichnet werden.

die gewöhnlich abgerundete Form zeigen und im Sarc mit Körnern mittlerer Grösse mehr oder weniger reich beladen sind. Sie leiten sich von den Leukocyten ab; die Körner repräsentieren eine albuminoide Substanz. Bei der Degeneration geben sie die eosinophilen Körner ins Blut ab; ihre Bedeutung ist unbekannt.

Im Bindegewebe kommen ausser Lymphzellen beider Art noch grosse, von Körnern erfüllte, Zellen (proteische Zellen, Cuénot) vor, welche einen oder zwei Kerne enthalten und Albuminoide, dagegen kein Fett, aufspeichern. Manche Zellen zeigen nur wenige grobe oder nur einen riesigen Ballen, der das ganze Sarc erfüllt. Der Kern ist an den wachsenden Zellen immer einseitig gelagert und wird schliesslich stark abgeplattet. Eine zarte, wenig deutliche Membran umgiebt den körnigen Inhalt. Es ist wahrscheinilch, dass diese proteischen Zellen sich von den eosinophilen ableiten. Erwähnt sei noch, dass nicht selten auch Fettzellen im Bindegewebe vorkommen; ferner dass die Leydig'schen Zellen erster Ordnung bei reichlicher Ernährung Glykogen aufspeichern.

Im Verlauf der Arterien kommen an verschiedenen Stellen Blut-(Lymph-)drüsen (Fig. 421) vor, deren grösste an der Arteria ophthal-

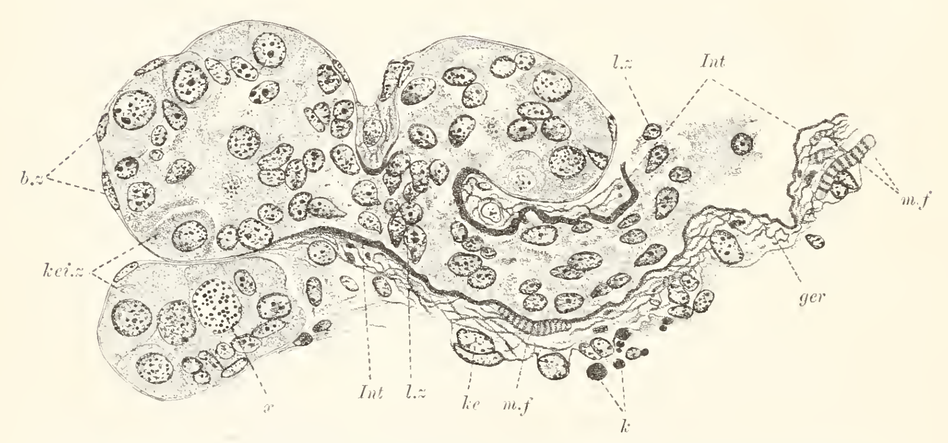


Fig. 421. *Astacus fluviatilis*, Blutdrüse. *kei.z* Keimzellen, *l.z* Lymphzellen, *b.z* Bindezellen, *ke* und *ger* Kerne und Gerüst von Leydig'sehen Zellen dritter Ordnung, *m.f* Muskelfaser, *Int* Intima, *k* Körner von Speicherzellen, *x* Keimzelle in Vorbereitung zur Teilung.

mica, über dem Magen, liegt. Die Drüsen bestehen aus Drüsenköpfchen (Acini) und kurzen Sammelgängen, die in die Gefässe einmünden. In den Acini findet sich ein epithelartiger Wandbelag von ansehnlichen Zellen mit grossen rundlichen Kernen, die vielfach in Mitose begriffen sind. Auch im Innern können solche Bildungszellen liegen. Die entstehenden Leukocyten zeigen schlanke Form, einen schmalen formveränderlichen Kern und ein helles, körnchenfreies Sarc. Sie häufen sich im Acinusinneren an und gelangen von hier in die Sammelgänge, deren Wandung mit longitudinalen quergestreiften Muskelfasern ausgestattet ist. Während man an den Köpfen nur eine dünne, von flachen Leydig'schen Zellen dritter Ordnung gebildete, Hülle findet, nimmt dieselbe an den Gängen an Dicke zu und den Charakter einer Intima an. Die Wandungszellen dürften auch die

Muskelfasern entwickeln; besondere Muskelzellen waren nicht sicher nachweisbar.

Parasiten. Im Bindegewebe der Haut und anderorts (am Darm, an Gefässen etc.) kommen länglich-ellipsoide Kapseln oft in grosser Anzahl vor, die folgenden Bau zeigen. Zu äusserst liegt eine homogene, sich nicht färbende, Wand, die überall die gleiche Dicke hat. Dicht an sie geschmiegt folgt gegen innen eine schwärzbare Schicht mit longitudinalen tiefen Kerben, in deren Bereich sie stark verdünnt ist. Entsprechend den Kerben bilden beide Wandschichten stumpfe Kanten, wodurch die Kapsel auf dem Querschnitt sechs- oder achteckigen Umriss erhält. Im Innern liegt, von der Wandung weit getrennt und noch durch eine zarte, helle, gleichfalls auf dem Querschnitt polygonale, Wand begrenzt, eine dick-stabförmige Sarcmasse ohne sicher zu unterscheidende Kerne, mit eingelagerten färbbaren Körnern und Schollen. Diese eingekapselte Sarcmasse repräsentiert einen protozoischen Parasiten, das *Psorospermium haeckeli* Hilgendorf. Aussen an der Kapsel liegen mehr oder weniger reichlich platte Leydig'sche Zellen dritter Ordnung, welche als Bildner derselben aufzufassen sind.

Bauchmark (*Astacus fluviatilis*).

Betrachtet wird das Bauchmark des Abdomens. Es besteht aus sechs Ganglien, deren letztes (Schwanzganglion) auch die Nerven für das Endsegment abgiebt. Die Ganglien stellen runde, oben und unten abgeplattete, Knoten vor, die durch die äusserlich einfachen Konnektive verbunden werden und zwei Paar von Seitennerven abgeben. Das vordere Paar begiebt sich zu den Pleopoden, das hintere innerviert die Körpermuskulatur. Ein drittes Nervenpaar entspringt dicht hinter dem Ganglion vom Konnektiv und dringt in die Körpermuskulatur ein. Im Ganglioninnern finden sich paarige Neuropile, die durch Kommissuren verbunden werden. In die Neuropile strahlen die Nervenfasern der Konnektive (paarige Konnektivstränge), sowie die der Seitennerven, ein; ein guter Teil der Fasern durchläuft die Neuropile und giebt nur Lateralen an dieselben ab. Die Nervenzellen liegen allein auf der ventralen, bogig vorspringenden, Ganglionhälfte (Nervenzelllager). Zunächst wird die Struktur der Konnektive, dann die des Ganglions, betrachtet. Die Schilderung schliesst sich, in Hinsicht auf das Binde- und Hüllgewebe, in den meisten Punkten eng an eine demnächst erscheinende Arbeit von Halpern an.

Konnektiv. Das Konnektiv hat elliptischen Querschnitt mit liegender Hauptachse. Es besteht aus den zwei runden Konnektivsträngen, die an den benachbarten Flächen leicht abgeplattet sind und hier durch ein bindegewebiges doppeltes Septum getrennt werden. Das Septum geht dorsal und ventral in eine umhüllende Bindegewebslage (Perineurium) über, dessen äusserste Schicht als peritonealer Bindegewebsüberzug die Verbindung des Bauchmarks mit anderen Organen vermittelt und meist nur sehr schwach entwickelt ist. Das Perineurium wird von Leydig'schen Zellen zweiter Ordnung gebildet. Diese bestehen aus flachen wenig deutlich begrenzten Zellkörpern mit eingestreuten Kernen und eingelagerten, sowie auch peripher entwickelten, faserartigen oder lamellösen, Gerüstbildungen, die vor allem gegen die Leibeshöhle hin entwickelt sind, dagegen in unmittelbarer Nähe der Nervenfaserstränge zurücktreten. Die Abgren-

zung gegen die peritoneale Schicht wird scharf markiert durch eingelagerte longitudinal verlaufende bandartige Fasern, die wegen, allerdings nicht sonderlich scharf ausgesprochener, Affinität zur WEIGERT'schen Fuchsin-Resorcinfärbung als elastische Fasern bezeichnet werden können. Sie sind vor allem dorsal in einfacher Schicht entwickelt. Im Perineurium verlaufen dorsal, wo es in das gleichbeschaffene mediale Septum umbiegt, sowie auch in diesem, enge Gefässe, von denen Zweige in die Faserstränge eindringen.

Die Nervenfaserstränge setzen sich gegen das Perineurium scharf ab. Sie bestehen aus Axonen sehr verschiedener Stärke, die von Hüllgewebe eingescheidet sind. Jederseits liegen dorsal zwei besonders dicke, sog. Kolossalfasern. Die Nervenfasern zeigen in einer hellen, durchaus körnchenfreien, Perifibrillärsubstanz gleichmässig verteilte zarte Neurofibrillen, die wohl als Elementarfibrillen aufzufassen sind. Jeder Faser liegt eine sehr zarte innere und eine derbere äussere Scheide (Fig. 422 B) an, zwischen welche sich vereinzelt

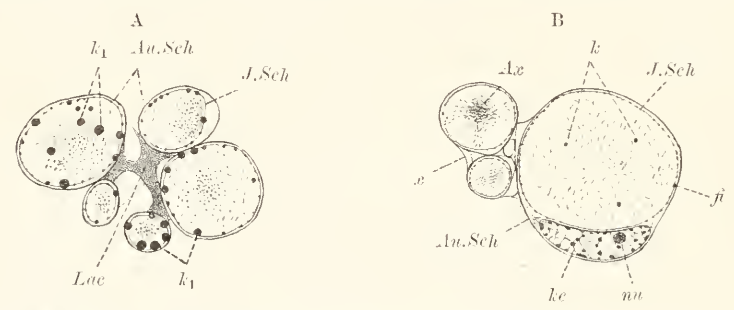


Fig. 422. *Astacus fluviatilis*, Axone aus dem Bauchmark, A aus Ganglion, B aus Konnektiv. *Ax* Axon, geschrumpft (die Neurofibrillen durch Punkte oder kurze Striche angedeutet), *k* körnige Anschwellungen von Fibrillen, k_1 fettartige Körner, die teils im Axon, teils in Innenscheide (*J.Sch*) gelegen sind, *kc* Kern der Innenscheide, *nu* Nucleolus, *Au.Sch* Aussenscheide, *x* fädige Verbindungen der Scheiden, *Lac* Lakune, *fi* Fibrillen der Innenscheide.

abgeplattete Kerne einschieben. Die Innenscheide ist deutlich längsfibrillär struiert. Man erkennt die Fibrillen auf dem Querschnitt als feine Punkte, die in Höhe und Tiefe weiter laufen; auch auf Flächenschnitten des Axons sind sie oft schön zu erkennen. Sie zeigen auch körnige Anschwellungen (siehe Ganglion) und werden durch eine Kittschicht zu einer zarten Membran verbunden. Die Aussenscheide ist derber und lässt eine fibrilläre Struktur nicht mit Sicherheit erkennen. Beide Scheiden liegen dort, wo Kerne fehlen, dicht aneinander, doch hebt sich bei Schrumpfung des Axons die Innenscheide meist von der äusseren ab und folgt jenem. Verbindungen sind nicht deutlich zu erkennen; nur in der Nähe der Kerne finden sich sehr geringe Reste undifferenzierten Sarcs, die zu der Innenscheide hinzuzurechnen sind. Von einer Zugehörigkeit der Innenscheide zum Axon kann nach den Befunden keine Rede sein. Der Kern gleicht den Bindezellkernen; er ist mässig reich an Nucleom und enthält einen kleinen seitenständigen Nucleolus.

Auch an den dünnsten Axonen sind beide Scheiden nachweisbar. Zwischen den Aussenscheiden finden sich verbindende zarte Stränge, in denen gleichfalls vereinzelte Kerne eingelagert sind. Vom Perineu-

rium ist das Hüllgewebe deutlich unterschieden. Dieser Unterschied verwischt sich indessen an den Nerven (siehe z. B. bei Darm), was besonders an den hinteren, vom Konnektiv entspringenden, Seitennerven der Fall ist. Hier ist im Umkreis jedes der wenigen Axone, die weit getrennt sind, eine grössere Zahl von Aussenscheiden entwickelt, zwischen denen reichlich Kerne vorkommen und die ohne scharfe Grenze in das umgebende Perineurium übergehen. Beiderlei Gewebe erscheinen auch ihrer feineren Struktur nach eng verwandt. Sie bestehen aus platten Zellen, deren Gerüst faserartige oder lamellöse Bildungen liefert, die sich mit der van Gieson-Färbung nur dann röten, wenn sie kräftig ausgebildet sind. Mit der ektodermalen schwärzbaren Glia der Würmer, Mollusken und Cölenterier zeigt das scheidenartig ausgebildete Hüllgewebe keinerlei Verwandtschaft; es ist vielmehr dem Hüllgewebe der genannten Formen durchaus vergleichbar und wie dieses als ein mesodermales zelliges Bindegewebe aufzufassen. Für die Ableitung vom Mesoderm sprechen die embryologischen Befunde Reichenbach's, die jedoch von anderer Seite angefochten werden. Eine echte Glia fehlt den Crustaceen und wohl allen Arthropoden (siehe auch bei *Periplaneta* durchaus.

Der Vergleich des Hüllgewebes mit dem der genannten Formen wird noch dadurch gestützt, dass, wie bei manchen Würmern (z. B. Kolossalfasern von *Lumbricus*) und bei den weitaus meisten Vertebraten, auch bei manchen Dekapoden (z. B. *Palämon*) die vom Hüllgewebe gebildeten Scheiden Myelin enthalten. Dieses findet sich bei *Palämon* zwischen Innen- und Aussenscheide; bei den stärkeren Fasern, welche mehrere Aussenscheiden aufweisen, auch zwischen diesen, und schwärzt sich leicht mit Osmiumsäure. Durch Retzius sind auch Einschnürungen dieser Myelinscheiden, entsprechend den Einschnürungen bei den Vertebraten (siehe bei Mammalia), aufgefunden worden.

Ganglion (Fig. 423). An der Grenze zum Ganglion verändert sich die Struktur des Bauchmarks wesentlich. Das Septum zwischen den Konnektivsträngen verschwindet, diese nehmen an Umfang zu und schliessen derart aneinander, dass beide zusammen auf dem Querschnitt fast kreisartig begrenzt sind. An der Eintrittsstelle ins Ganglion sind sie reichlich von Bindegewebe und eingelagerten Blutlakunen durchsetzt, die dem stark verdickten Perineurium entstammen. Auf diese lakunäre Zone folgen die Neuropile, welche untereinander durch die quer verlaufenden Kommissuren verbunden sind und in deren Umkreis sich ventral die Nervenzellen, in zwei Paar von grossen Packeten, einem vorderen Paar und einem hinteren, anordnen. Beide Paare sind deutlich gesondert, doch stossen die Packete jedes Paares in der Mediallinie direkt aneinander. Jedem Packet entspricht ein Seitennerv, der gegen rückwärts verschoben vom Ganglion entspringt. Die zwei Kommissuren zeigen deutliche Schichtung. Man unterscheidet eine dorsale, mittlere und ventrale Pilarkommissur von dazwischen eingeschalteten Faserkommissuren. In den ersteren durchflechten sich die feineren Faserverzweigungen beider Pile, in den letzteren verlaufen Axone von einer Seite zur anderen; sie kommen zum Teil direkt von den Nervenzellen und treten in die Seitennerven ein oder biegen in longitudinalen Verlauf um. Longitudinale Fasern finden sich in reichlicher Zahl, vor allem dorsal, in die Pile eingebettet;

dorsal sind die vier Kolossalfasern, von denen Lateralen abgehen, gelegen.

Das Perineurium ist allseitig, vor allem aber ventral, stark verdickt. Während es aussen den vom Konnektiv beschriebenen fase-

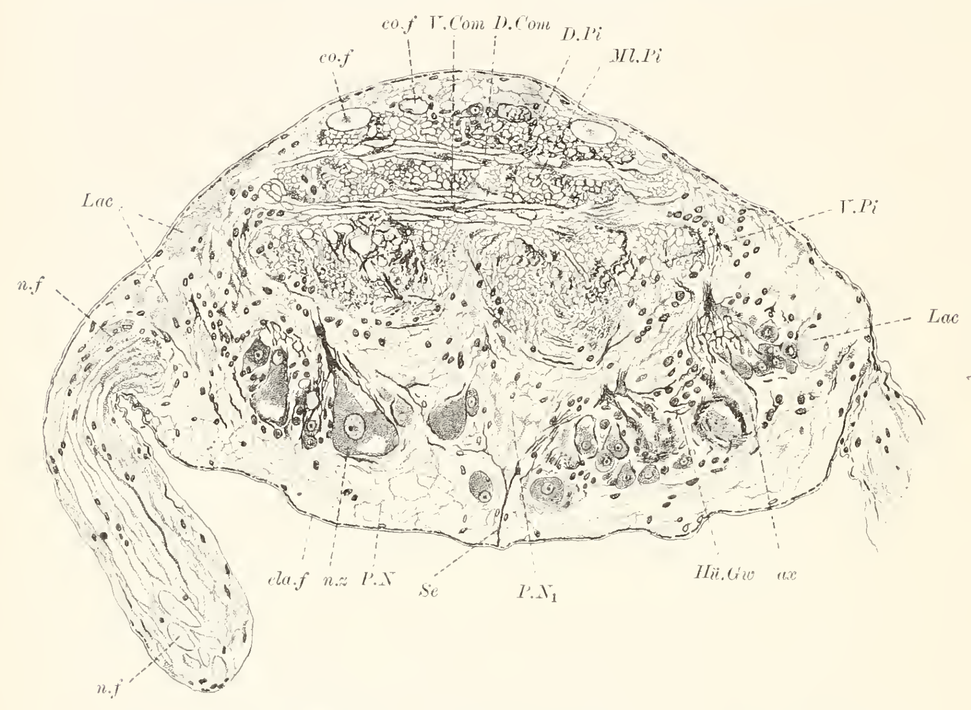


Fig. 423. *Astacus fluviatilis*, Abdominalganglion quer. *D.* und *V.Com* dorsale und ventrale Faserkommissur, *D.*, *Ml.* und *V.Pi* dorsales, mittleres und ventrales Neuropil, *n.z* Nervenzelle mit geschwärzter Scheide des Axons (*ax*), *P.N* Perineurium, $P.N_1$ desgl., innere lakunenreiche Zone, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *Se* Septum, *ela.f* elastische Fasern, *co.f* Kolossalfaser, *Lac* Lakunen, *n.f* Nervenfasern eines Lateralnerven.

rigen Charakter wahrt (Leydig'sche Zellen 2. Ordnung), schieben sich gegen innen Leydig'sche Zellen 1. Ordnung reichlich ein und zwischen diesen treten überall enge Blutlakunen auf, die, wie beschrieben, an der Grenze zu den Konnektiven auch in die Faserstränge selbst eindringen. Ein bindegewebiges Septum fehlt im Ganglion vollständig. Dagegen tritt eine flach liegende selbständige Zone von Hüllgewebe unter den Pilen, eingebettet in das dicke ventrale Lager Leydig'scher Zellen 1. Ordnung, auf, welche die Nervenzellen enthält und deren Fortsätze in die Pile begleitet, ausserdem aber auch ein schwärzbares ventrales Längsseptum bildet, das in der mittleren Ganglionregion, zwischen den vorderen und hinteren Kommissuren, hoch dorsalwärts vordringt. Dieses Hüllgewebe bildet im wesentlichen eine dicke Platte, die an den Seitenrändern des Ganglions und im Längsseptum bis ans fasrige Perineurium herantritt, sich aber färberisch von diesem scharf unterscheidet. Das Ganglionseptum darf nicht mit dem Konnektivseptum verwechselt werden.

Die Nervenzellen (Fig. 424) sind fast durchwegs unipolare

Elemente von charakteristischem Bau. Ihre Grösse schwankt beträchtlich, auch liegen strukturell Unterschiede vor. Die Zellen haben die Form eines oft fast kugeligen Kolbens, dessen relativ dünner Stiel den Axon bildet. Der Kern liegt mittelständig; er ist fast kreisrund auf dem Querschnitt und enthält neben einem oder mehreren Nucleolen ein dichtes Nucleomitom, dem sich ausserdem vielfach feine, schwach eosinophile. Granulationen zugesellen. Die Nucleolen zeigen eine dünne Nucleomrinde und eingelagert eosinophiles Paranucleom in verschieden reicher Anhäufung. Im Sarc der grossen Zellen tritt scharf eine Fortsetzung der Axonsubstanz hervor, die einseitig in nahezu peripherer Lage verläuft, sich mehr und mehr abplattet und allmählich, entgegengesetzt vom Axonursprung, undeutlich wird.

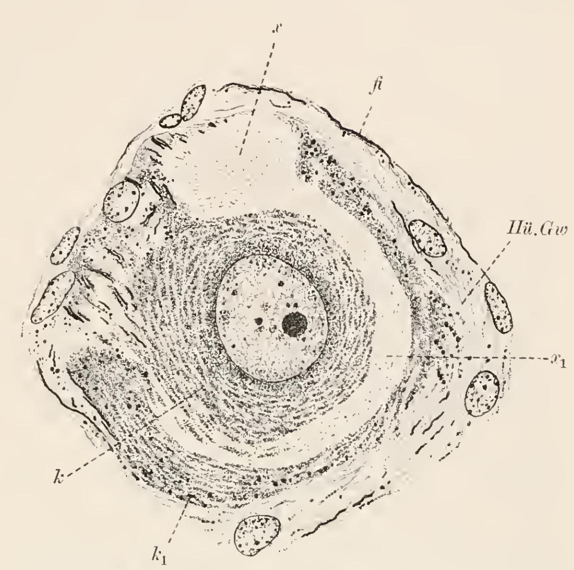


Fig. 424. *Astacus fluviatilis,* Nervenzelle des Bauchmarks. x Ursprungsstelle des Axons, x_1 Fortsetzung des axonalen Gewebes in den Zellkörper, k konzentrisch geordnete Neurochondren, k_1 grössere, fettartige Körner, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *fi* schwärzbare Fibrillen desselben.

Der Axon besteht, wie in den Nerven oder Connectiven, aus dicht und nur leicht geschlängelt verlaufenden Neurofibrillen (Elementarfibrillen?) innerhalb einer hyalinen Perifibrillärsubstanz. Nicht selten zeigt er einzeln verstreute grobkörnige Einlagerungen, wie sie auch das Hüllgewebe und die Nervenzellen enthalten, die aber im weiteren Verlauf völlig schwinden (siehe weiter unten). Die eigentliche Zellsubstanz ist ausgezeichnet durch eine feine Körnelung (Nissl'sche Körner oder Neurochondren) zwischen den Fibrillen, die sich in der Art, wie es die Figur andeutet, verteilt und die Fibrillen verdeckt. Gewöhnlich ordnen sich die Körner zu spindeligen, konzentrisch geschichteten, Schollen, zwischen welchen sich, ausser den Fibrillen, auch sehr schmale helle Streifen einer hyalinen Zwischensubstanz vorfinden. Manche Zelle zeigt ein deutlich konzentrisch geschichtetes Aussehen. Die Fibrillen scheinen ein loses Geflecht zu bilden.

Die periphere Zone des Sarcs zeigt bei den grossen Zellen ein mannigfaltiges oft bizarres Aussehen. Eine scharfe Abgrenzung gegen das Hüllgewebe liegt nur bei den kleineren Zellen vor, wo jenes eine einfache oder aus wenig Schichten bestehende Kapsel mit spärlichen Kernen bildet. An den grossen Zellen ist die Hülle voluminöser und besteht aus locker fädig struierten Zellen, welche Fortsätze in die Nervenzelle einsenken, die bis gegen den Kern hin zu verfolgen sind.

Auch Kerne kommen in das Nervenzellsarc zu liegen, dessen Grenze lokal oft nicht sicher festzustellen ist.

Das Hüllgewebe ist in der Umgebung der Nervenzellen charakterisiert durch das Auftreten einer fettartigen, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzenden. Substanz, die, wenn sie auch kein Myelin repräsentiert, doch jedenfalls Verwandtschaft zu diesem zeigt (siehe unten). Sie ist immer in Anlehnung an das Gerüst der Hüllzellen entwickelt und bildet entweder aufgereihte Körner von fettartigem Glanz und oft tropfenartiger Form, oder umhüllt die Gerüstfäden auf lange Strecken, die dadurch scharf als schwärzbare Fibrillen hervortreten, oder erfüllt bei reicher Entwicklung die Zellfortsätze oder ganzen Zellen mehr oder weniger vollständig, so dass die mannigfaltigsten Bilder zustande kommen. Manche völlig imprägnierte Zellen lassen derart ihre Form gut erkennen. Schwärzbare dicke Fäden, die man nicht mit den hier durchaus fehlenden Gliafasern der Würmer verwechseln darf, dringen vielfach auch in die Nervenzellen ein und begleiten vor allem die Axone, in deren Umgebung oft dichte dunkle Scheiden vorliegen, deren Gehalt an fettartiger Substanz sich in den Pilen verliert. Auch in die Nervenzellen und in die axonale Substanz kommen freie schwärzbare Körner zu liegen, die wohl dem Hüllgewebe entstammen, und auch in den Faserquerschnitten der Pilen (Fig. 422 A), oft in reichlicher Zahl, anzutreffen sind. Berücksichtigt man, dass bei *Palämon* u. a., wie schon erwähnt, echtes Myelin im Umkreis der Axone vorhanden ist, so unterliegt die Verwandtschaft dieser an das Hüllgewebe gebundenen fettartigen Substanz zum Myelin wohl keinem Zweifel. Es sei übrigens bemerkt, dass ähnliche Körner auch in den Leydig'schen Zellen der Ganglien beobachtet werden.

Hinsichtlich der weiteren Strukturen zeigt das Hüllgewebe der im Ganglion verlaufenden Nervenfasern die gleiche Beschaffenheit, wie in den Konnektiven, so dass auf die dort gegebene Schilderung verwiesen werden kann. In der Nähe des Ursprungs sind an den Axonen beide Scheiden noch nicht scharf zu unterscheiden; dies ist aber in den Pilen leicht der Fall. Verbindungen der Aussenscheiden untereinander kommen hier überall vor.

Ueber die Faserverläufe ist durch die Methylenblaumethode Folgendes bekannt geworden. Von Nervenzellen kommen in den Ganglien vor: motorische und Schaltzellen. Die motorischen Zellen senden den effektorischen (motorischen) Axon, der sich dichotom spalten kann, durch einen der drei Nerven derselben oder der anderen Seite nach aussen. Vom Axon entspringen Dendriten im Verlaufe innerhalb des Ganglions und zweigen sich in beiden Neuropilen an verschiedenen Stellen auf, wodurch sie Anteil an der Bildung des Elementargitters nehmen. Die sensorischen Axone der Schaltzellen verlassen das Bauchmark nicht und geben Lateralen und Terminalen entweder nur im Ursprungsganglion oder auch in anderen benachbarten ab. Die in der Nähe der Zelle entspringenden Seitenfortsätze sind wohl auch als Dendriten anzusprechen. Die vier Kolossalfasern gehören zu Schaltzellen, welche vermutlich im Cerebralganglion liegen; sie durchlaufen das Bauchmark von vorn bis hinten und geben in jedem Ganglion dicke Lateralen ab, die sich rasch aufästeln. Sowohl die Lateralen und Terminalen, als auch die Dendriten der Schaltzellen beteiligen sich an der Bildung des Elementargitters.

Von peripher gelegenen sensiblen Nervenzellen (siehe unten) strahlen, vornehmlich durch das vordere Seitennervenpaar, sensible Fasern in die Neuropile ein, die sich **T**förmig teilen; von den beiden Aesten gehen Lateralen zum Elementargitter und ebenso treten die in gleichen oder benachbarten Ganglien gelegenen Terminalen in dasselbe ein. Die sensiblen Fasern zeichnen sich durch besondere Feinheit aus; sie dringen in die ventralen Teile der Neuropile ein und verästeln sich vorwiegend hier.

Im Elementargitter besteht. nach Bethe, ein direkter Zusammenhang der Neurofibrillen aller in dasselbe eintretenden nervösen Fortsätze. Indessen ist der Zusammenhang nicht, wie es Apathy für die Würmer angab, ein diffuser, sondern ein lokalisierter. Jede Zelle hat ein bestimmtes Ausbreitungsgebiet und setzt sich dadurch mit bestimmten anderen Zellen in Verbindung. Im Elementargitter erfolgt vielfach eine direkte Vermittlung von Reizen unter Umgehung des Zellgitters. Durch Abtrennung der Nervenzellen von den Pilen eines Ganglions wird, wie Bethe feststellen konnte, die Reizübertragung nicht unterbrochen. Morphologisch ist das dadurch ermöglicht, dass nicht alle Neurofibrillen einer Nervenzelle das Zellgitter passieren, sondern durch einen Fortsatz des Axons ein-, durch einen anderen wieder austreten können. Die Bedeutung der Nervenzelle liegt deshalb vorwiegend in ihrem trophischen Einfluss auf die Fibrillen.

Die von aussen in das Bauchmark einstrahlenden Fasern gehören zu sensiblen Zellen, welche in der Haut vereinzelt liegen, ferner zu den Sinneszellen der Sinnesborsten, die man an den Antennen, Mandibeln, Maxillen und Pleopoden beobachtet. Die an letzteren gelegenen eignen sich besonders zur Untersuchung (Retzius); man sieht an ihrer Basis in oder unter dem Epiderm einzelne Zellen oder Gruppen solcher (Borstenganglion), die je einen perceptorischen Fortsatz in die Sinnesborste hineinsenden. Die Fortsätze enden bei den gefiederten Borsten der Mundteile in der Borstenwurzel, zwischen den Borstenzellen, und zwar ungeteilt; bei den nicht gefiederten Borsten konnten sie in die Borste selbst (Bethe) verfolgt werden, wo sie bis zum Ende derselben, gleichfalls ungeteilt, verlaufen.

Die Endigungen der motorischen Axone an den Muskelfasern sind überaus reiche (Retzius). Die Terminalen legen sich mit leichten Endanschwellungen an die Muskelfasern an; Endhügel werden nicht gebildet.

Augen (*Palaemon squilla*).

Die zusammengesetzten Stielaugen von *Palaemon* (Fig. 425) sind günstige Untersuchungsobjekte. Zunächst ist das endständige halbkuglige Auge vom kurz cylindrischen, an seiner Basis verdünnten und beweglich eingelenkten, Stiele zu unterscheiden. Im Stiele liegt axial innerhalb eines Leibeshöhlensinus das Ganglion opticum, das in vier gesonderte Knoten zerfällt. In den ersten, umfangreichsten Knoten tritt der vom Cerebralganglion kommende starke Nervus opticus ein. Man unterscheidet ein inneres, von Fasern durchflochtenes, Neuropil und einen einseitigen dicken Mantel von Nervenzellen. Der zweite Knoten ist weit kleiner und abgeflacht; der dritte, ein wenig grössere, ist distal gewölbt, proximal leicht ausgetieft. Der vierte rekapituliert die Augenform und bildet einen dickwandigen Kugelausschnitt mit distaler konvexer und proximaler konkaver Fläche.

Er wird als Retinaganglion unterschieden. Alle Knoten sind durch gekreuzt verlaufende Nervenfasern verbunden. Der zweite und dritte zeigen seitlich gelegene Nervenzellmassen und im Neuropil so-

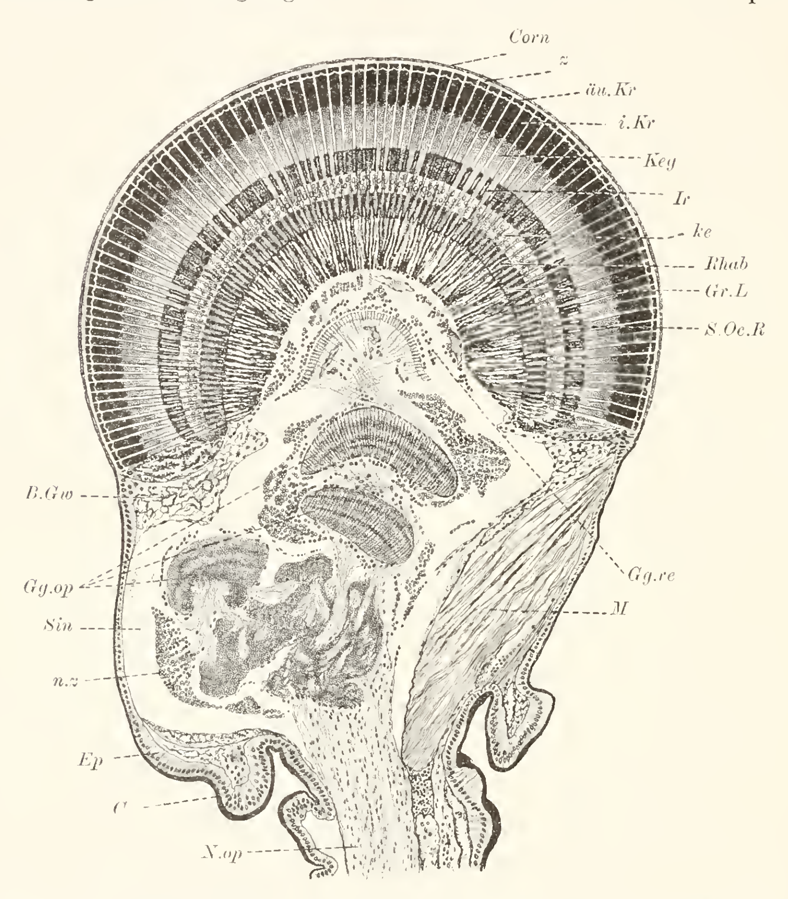


Fig. 425. *Palämon squilla*, Auge längs. *Ep* Epiderm, *Cu* Cuticula, *Sin* Sinus, *M* Muskulatur, *B.Gw* Bindegewebe des Stiels, *N.* und *Gg.op* Augennerv und -ganglion, *Gg.re* Retinaganglion, *n.z* Nervenzellen, *S.Oc.R* subocularer Raum, *Gr.L* Grenzlamelle, *Rhab* Rhabdom, *ke* Kerne der Retinulazellen, *Ir* Irispigment, *Keg* Kegel, *äu.* und *i.Kr* äussere und innere Krystallstücke, *Corn* Cornea, *z* Corneazellen.

wohl radial als konzentrisch verlaufende Nervenfasern. Das Retinaganglion enthält nur eine dünne proximale und eine dicke, aber lockere, distale Nervenzelllage; zwischen beiden verlaufen im Neuropil vorwiegend radiale und in ein paar Schichten auch konzentrische Fasern. Zwischen der distalen Zelllage und der Grenzlamelle des Auges bleibt noch ein breiter schalenförmiger Raum, der von den radial auf das Auge einstrahlenden Nervenfasern durchsetzt wird und zwischen diesen Pigmentstränge aufweist (subocularer Raum). An der Grenze zum Retinaganglion liegen Blutgefässe, die übrigens auch in das Retinaganglion selbst eindringen und feine Kapillaren bis zur Grenzlamelle emporsenden.

Die äussere Wand des Stiels zeigt ein niedriges Epiderm mit

dicker Cuticula und einwärts davon eine dünne Bindegewebslage, die sich unmittelbar am Auge verdickt und einseitig längsverlaufende Muskeln, die das Auge bewegen, enthält.

Das Auge bildet eine gleichmässig dicke, hohle Halbkugel, in deren Höhlung das Retinaganglion und der suboculare Raum eingebettet sind. Es ist sehr regelmässig gebaut und besteht aus einer ausserordentlich grossen Menge von schmalen Kegeln (Ommen oder Einzelaugen), zwischen denen sich Pigmentzellen vorfinden. Jedes Omma wird von fünfzehn Zellen gebildet, die sich auf drei Schichten verteilen und durch ihre verschiedenartige Ausbildung und Gliederung eine charakteristische dreifache Schichtung des Auges bedingen. An die Grenzlamelle grenzt die Retinulaschicht; auf diese folgt die etwa doppelt so hohe Kegelschicht und peripher die flache Corneaschicht. In letzterer besteht jedes Omma aus vier Corneazellen mit aufliegender Cornea, welche das Cuticularprodukt jener ist. Die Kegelschicht wird von den vier Kegelzellen gebildet, welche den dioptrischen Apparat des Omma, den Kegel bilden, von welchem gewisse Teile (siehe unten) sich durch besonders starke Lichtbrechung, als Krystallstücke, auszeichnen. In der Retinulaschicht liegen die Sehzellen des Omma, die sog. Retinulazellen, deren Zahl sieben beträgt. Sie liefern gemeinsam einen axial gelegenen perceptorischen Apparat, das Rhabdom, das sich distal innig an den Kegel anfügt und mit diesem zusammen den Sehstab des Omma bildet. Die eigentlichen Zellkörper der Retinulazellen umgeben die verjüngte Kegelbasis (Kegelstiel). Sie enthalten den Kern und meist auch Pigment (Retinulapigment); basal ziehen sie sich in Nervenfasern aus, welche die Grenzlamelle durchsetzen, in den subocularen Raum eintreten und zum Retinaganglion hin verlaufen.

In den Interommalräumen finden sich reichlich Pigmentzellen. Nach der Beschaffenheit der Pigmentkörner unterscheidet man erstens Iriszellen, welche die Kegel oder die Kegelstiele mantelartig umgeben und seitlich aus diesen austretende Lichtstrahlen absorbieren; und zweitens Tapetumzellen, welche im subocularen Raume und in der Retinulaschicht gelegen sind und selbst bis zur distalen Grenze der Irismäntel vordringen. Das Pigment der Tapetumzellen reflektiert das Licht, hat also funktionell die gleiche Bedeutung, welche bei den Insekten die Tracheengänge unter dem Auge haben, deren Luftinhalt ebenfalls das Licht reflektiert.

Je nach der Belichtung ist die Lage des Pigment eine verschiedene. Bei mangelnder Belichtung (Dunkelauge) liegt das Irispigment in Umgebung der Krystallstücke (siehe unten), also der Cornea sehr genähert. Das Retinulapigment ist, wenn überhaupt vorhanden, auf den subocularen Raum beschränkt. Bei intensiver Beleuchtung sinkt das Irispigment bis auf die Kegelstiele herab, dagegen sammelt sich das Retinulapigment vorwiegend in der Umgebung der Rhabdome an. Das Tapetumpigment wahrt seine Lage im subocularen Raum und basal zwischen den Retinulazellen (siehe Genaueres unten). — Auf die physiologische Bedeutung dieser Verschiebungen, sowie auf den Sehvorgang überhaupt, kann hier nicht eingegangen werden.

Das Auge entsteht zugleich mit dem Opticusganglion als eine einseitige Ektodermwucherung am Augenstiele, deren Differenzierung im einzelnen noch ungenügend bekannt ist.

Corneazellen. Jedem Omma entspricht eine Facette der

Cornea (Fig. 426), die mit den benachbarten direkt zusammenhängt. Die Cornea repräsentiert die Cuticula des Auges. Die Facetten haben eine fast plane Basis und eine leicht gewölbte Oberfläche. Sie sind fein geschichtet

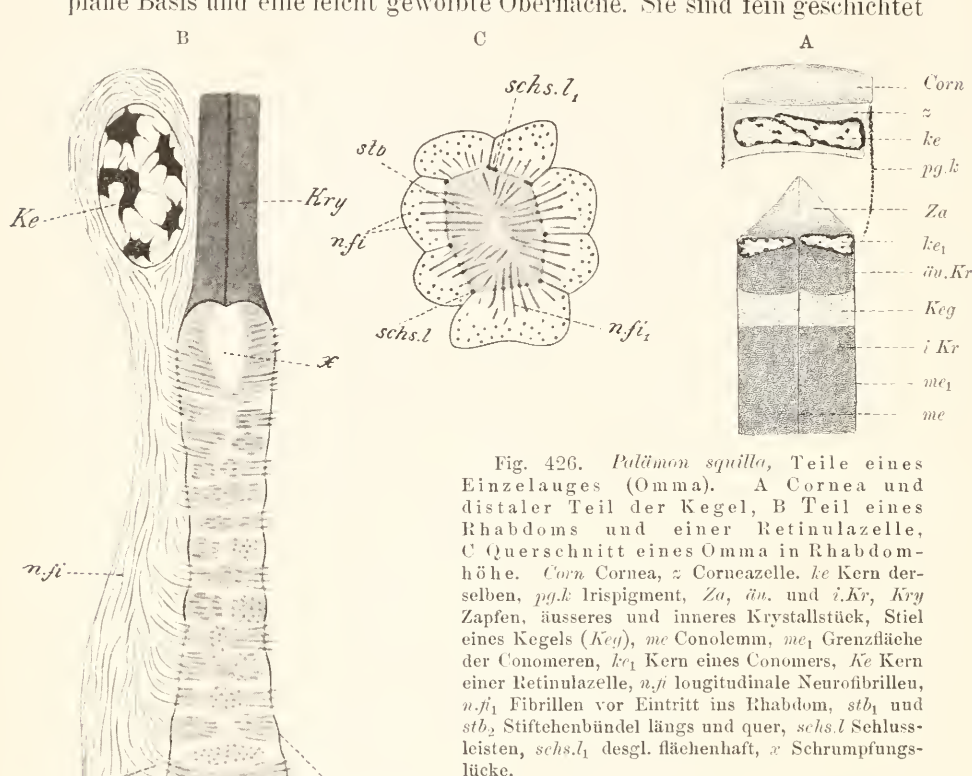


Fig. 426. *Palämon squilla*, Teile eines Einzelauges (Omma). A Cornea und distaler Teil der Kegel, B Teil eines Rhabdoms und einer Retinulazelle, C Querschnitt eines Omma in Rhabdomhöhe. *Corn* Cornea, *z* Corneazelle. *ke* Kern derselben, *pg.k* Irispigment, *Za*, *äu.* und *i.Kr*, *Kry* Zapfen, äusseres und inneres Krystallstück, Stiel eines Kegels (*Keg*), *me* Conolemm, me_1 Grenzfläche der Conomeren, ke_1 Kern eines Conomers, *Ke* Kern einer Retinulazelle, *n.fi* longitudinale Neurofibrillen, $n.fi_1$ Fibrillen vor Eintritt ins Rhabdom, stb_1 und stb_2 Stiftchenbündel längs und quer, *schs.l* Schlussleisten, $schs.l_1$ desgl. flächenhaft, *x* Schrumpfungslücke.

und lassen eine dünne schwärzbare Aussenlage, wie sie überall an der Cuticula vorkommt, unterscheiden. Unter jeder Facette liegen vier unscheinbare Zellkörper (Corneazellen), zwischen welche sich medial von unten her das schräg abgestutzte Ende eines äusseren Krystallstückes einschiebt. Sie bilden derart insgesamt eine Kappe mit scharfer basaler Ringkante und verdünnter Mittelfläche; jede Zelle gleicht auf dem Querschnitt einem Zwickel, der sich zwischen Kegel und Cornea schiebt. Entsprechend dieser Form verlaufen die vorhandenen Sarcfäden der mittleren Region schräg von der Cornea nach abwärts, und die Kerne erscheinen zu schmalen, quer gestellten Spindeln ausgezogen, die im dicksten Teil der Zwickel liegen. Die Kerne sind arm an Nucleom und können leicht übersehen werden, weil in den schmalen Interommallücken, welche die Corneazellgruppen von einander trennen, immer Pigment entwickelt ist (siehe unten).

Kegelzellen (Konuszellen). Die vier Konuszellen jedes Omma reichen von der Cornea bis zum Rhabdom, schieben sich

also noch mit den basalen Stielen zwischen die distalen Enden der Retinulazellen ein. Jede Zelle bildet ein Vierteil des Kegels, das als Conomer zu bezeichnen ist und auch auf den Längsschnitten unterschieden werden kann. Seiner Struktur nach besteht jeder Konus aus einer zarten, längsfädig struierten, Membran (Conolemma), die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt und aus einem weichen homogenen, aber leicht körnig zerfallenden, Inhalt. Auch an den Berührungsflächen der Conomeren sind zarte Membranen entwickelt, welche die Grenzen bezeichnen, aber nur schwach hervortreten. Ob im Innern der Kegel Fäden vorkommen, lässt sich nicht sicher entscheiden.

Distal in den Kegeln, dicht unter den Corneazellen, liegen die Kerne. Sie finden sich an der seitlichen Kante, im Umkreis des kurzen Endzapfens, der zwischen die Corneazellen eindringt und sind oft stark geschrumpft und dann schwer nachweisbar; in anderen Fällen treten sie deutlicher hervor. Sie haben, ganz wie die Corneakerne, die Form dünner, quer liegender Spindeln, die ziemlich arm an Nucleom sind. Der angrenzende Kegelteil bildet das kleine distale Krystallstück, das sich in den Zapfen auszieht und basal vier konvexe Flächen, entsprechend jedem Conomer, zeigt. Das Krystallstück schwärzt sich leicht und färbt sich mit Toluoidin blau; es besteht aus einer homogenen, stark lichtbrechenden, Masse. Darunter folgt ein schmales, fein körniges, Stück, das sich nur schwach färbt; darauf das grosse proximale Krystallstück, das oben und unten glatt abgestutzt ist und sich färberisch und strukturell wie das distale Stück verhält. Der basale Kegelabschnitt, der alle genannten um reichlich das Doppelte an Länge übertrifft, ist sehr fein gekörnt, färbt sich nicht und verjüngt sich allmählich gegen das Rhabdom hin; sein unterer verdünnter Teil ist als Stiel zu bezeichnen.

Nicht selten platzt bei der Konservierung das Conolemm und der weiche körnige Inhalt des unteren Abschnittes fliesst aus und erfüllt als Gerinnsel die nun stark erweiterten Interommallücken. An der geschrumpften Membran ist die Kontinuität der Teile immer festzustellen.

Retinulazellen. Die 7 Sehzellen, welche jedem Omma zukommen, sind sehr eigenartig gebaute Elemente, deren feinerer Bau besonders von R. Hesse genau beschrieben wurde. Wir unterscheiden an ihnen folgende Abschnitte. Distal, in Umgebung des Kegelstieles, liegen die abgerundet endenden, den Kern enthaltenden, Zellkörper, deren Kerne sich in verschiedener Höhe verteilen. Darunter folgen, bis zur Grenzlamelle herab, schlankere langgestreckte Abschnitte, welche das Rhabdom umgeben und, als Bildner desselben, die Rhabdomträger genannt werden können. Jedem Rhabdomträger, also auch jeder Retinulazelle, entspricht ein Rhabdomer, deren 7 das Rhabdom zusammensetzen. Basal laufen die Rhabdomträger, ohne wesentliche Verminderung ihres Volumens und Veränderung der Struktur, in sensible Nervenfasern aus, die an der Grenzlamelle beginnen, den subokularen Raum in gerader Linie durchsetzen und in das Retinaganglion eintreten.

Das Rhabdom hat in der Längsrichtung die Form einer schmalen Spindel, die in mittlerer Höhe etwa doppelt so dick als der Kegelstiel ist. Auf dem Querschnitt erweist es sich vierkantig und die 7 Rhabdomträger verteilen sich beliebig an seiner Peripherie. Es zeigt deutliche Querschichtung, die auf der Anordnung der Sehstiftchen beruht, welche sämmtliche Rhabdomeren aufbauen. Jeder Rhabdomträger, der innig an das Rhabdom sich anschmiegt, entsendet in dieses

das als langgestreckten Stiftchensaum aufzufassende Rhabdomer. Dieses gliedert sich in quergestellte Stiftchenbündel, die an der Zellgrenze aneinander stossen, im Rhabdomer aber leicht divergieren, so dass Lücken bleiben, die von Stiftchenbündeln anderer Rhabdomeren erfüllt werden. Die Bündel reichen etwa bis zur Mitte des Rhabdoms und schieben sich, in der Weise wie es die Figur zeigt, zwischen einander, was bei der engen Benachbarung der Rhabdomträger selbstverständlich erscheinen muss. An Querschnitten sieht man deshalb nie von allen Rhabdomträgern Bündel ausgehen.

Die feineren Strukturen sind nicht völlig genau bekannt. Jedes Rhabdomer zeigt die quer verlaufenden Stiftchen in eine weiche Zwischensubstanz eingebettet, die leicht schrumpft, so dass sich dann an den Schnitten helle Lücken ergeben. Jedes Stiftchen ist an der Basis durch ein schwärzbares Korn (Desmochonder?) geschwellt, die insgesamt eine Limitans des Rhabdomträgers bilden. Letztere ist in ganzer Länge eingesäumt von deutlichen Schlussleisten, die bis jetzt übersehen wurden. Aus deren Anwesenheit ergiebt sich klar, dass die an das Rhabdom angrenzende Fläche der Retinulazellen deren distale Endfläche ist, an welche den Rhabdomträgern zugehörige feine Fibrillen herantreten, die direkt in die Sehstiftchen übergehen. Wie sich die Fibrillen im Verlaufe innerhalb der Zellen verhalten, ist nicht mit völliger Sicherheit zu erkennen. Man sieht im Rhabdomträger aufsteigende Fibrillen, längs deren sich, wenn vorhanden, die feinen gelbbraunen Pigmentkörner in deutlichen Reihen verteilen und die sich in die Fibrillen der sensiblen Fasern, in denen auch Pigmentkörner vorzukommen pflegen, fortsetzen. Auch der Kern ist von konzentrisch verlaufenden, also distal in der Zelle umbiegenden, Fibrillen umgeben. Unbekannt bleibt die Beziehung dieser longitudinalen Fibrillen zu den quer ziehenden Endstücken (Hesse'sche Schaltfibrillen) in der unmittelbaren Umgebung des Rhabdoms. Es scheint als wenn die Endstücke distalwärts umbögen und derart in longitudinale Fibrillen übergängen. Mit diesem Befunde harmoniert auch die Thatsache, dass die Rhabdomträger distalwärts am dicksten sind, was ganz unerklärt bliebe, wenn die aus der sensiblen Faser aufsteigenden Fibrillen successive in die Rhabdomeren eintreten würden. Sehr viele laufen bis zum Kern empor und biegen dann wieder nach abwärts, um nun in das Rhabdomer überzugehen; andere mögen früher zum Rhabdomer abbiegen; immer aber wird der distale Zellteil, der eigentlich einen einseitigen, gegen oben gewendeten, Anhang der Zelle vorstellt, reich mit Fibrillen versehen, die eine steile enge Windung durchlaufen.

Der Kern hat ein charakteristisches Aussehen, das durchaus dem der Nervenzellen im Opticusganglion gleicht. Er enthält wenige, aber grosse und mannigfaltig begrenzte, wandständige Nucleombrocken, die durch Fäden verbunden sind. Nucleolen fehlen.

Iriszellen. Die braunkörnigen Pigmentzellen der Iris finden sich nur in Umgebung des Kegels. An Dunkelaugen umgeben sie die proximalen Krystallstücke, an Tagaugen den Kegelstiel in der mittleren Region. Es sind flächenhaft entwickelte Zellen, von denen nur wenige einem Omma angehören. Sie bilden geschlossene Ringe (Blendröhren), deren jede als eine Iris zu bezeichnen ist, und die sich bei Wechsel der Beleuchtung in toto verschieben, aber nur spärliche Fortsätze, nach abwärts in Umgebung der distalen Enden der Retinulazellen, nach aufwärts bis zu den Corneazellen, abgeben. Die Pigment-

körner sind denen der Retinulazellen gleich, von runder Form, geringer Grösse und gelbbrauner Farbe. Sie liegen dicht aneinandergepresst in Längsreihen, jedenfalls Gerüstfäden entsprechend, angeordnet. Die Kerne finden sich im basalen Zellende, oberhalb der Retinulakerne.

Tapetumzellen. Als Lichtreflektor (Tapetum) wirken strangartige Pigmentzellen, welche in sehr dichter Anordnung goldgelbe, opake Körner enthalten. Wird am Mikroskop das Licht abgeblendet, so heben sich die Stränge als leuchtend weisse Streifen viel deutlicher als bei Durchlichtung vom Iris- und Retinapigment ab. Die Kerne liegen zum Teil in der Retinulaschicht, vor allem aber im subokularen Raume, sind indessen infolge der dichten Körnelung nicht leicht festzustellen. Sie scheinen nur wenige, aber grobe, Nucleombrocken zu enthalten. Die Stränge reichen vom Retinaganglion an bis zur distalen Grenze der Iris, also bei Tagaugen nicht so hoch als bei Dunkelaugen. Im subokularen Raume und in der Retinulaschicht sind sie am reichsten entwickelt; von hier ziehen einzelne Stränge bis ans Irisende empor und breiten sich dort in querer Richtung aus, derart dass bei Abblendung des Lichtes das Pigment distal von einem weissen Streifen begrenzt erscheint.

Grenzlamelle und Gefässe. Die Grenzlamelle bildet eine zarte, aber deutlich hervortretende, Linie unterhalb der Retinula, der einzelne Kerne dicht anliegen. Sie wird begleitet von sehr engen Gefässen, denen gleichfalls Kerne anliegen. Diese Kapillaren zweigen von den kräftigeren Gefässen ab, die an der basalen Grenze des subokularen Raumes verlaufen.

Enddarm. (*Astacus fluviatilis*).

Der proctodäale Enddarm (Fig. 427) ist von beträchtlicher Länge und beginnt dicht hinter dem stomodaealen Kaumagen, von diesem nur durch den überaus kurzen enterodermalen Mitteldarm, der durch



Fig. 427. *Astacus fluviatilis*, Stück eines Enddarmquerschnitts. *Au*, *J* Aussen- und Innenlage der Cuticula, *e.z* Epithelzellen, *Lac* Lacune, *m.f* radiale Muskelfaserenden, *Lä.* und *Rg.M* Längs- und Ringmuskulatur, *N* Nerv, *1*, *2* und *3* LEYDIG'sche Zellen erster, zweiter und dritter Ordnung, *Art* Arterie, *Int* Intima, *Ext* Externa.

die Einmündung der paarigen Leber und der unpaaren dorsalen Mitteldarmdrüse charakterisiert ist, getrennt. Er ist von rundem Querschnitt und besteht aus einem hohen einschichtigen Epithel, das in sechs regelmässige Längsfalten gelegt ist, aus umgebendem, vor allem in den Falten reich entwickeltem Bindegewebe und aus Muskulatur. Letztere besteht aus einer inneren Längs- und einer äusseren Ringmuskulatur. Die Ringmuskulatur bildet eine dünne nicht geschlossene Lage dicht ausserhalb der Falten und wird nur von wenig Bindegewebe (peritoneales Bindegewebe) überzogen. Die Längsmuskulatur liegt in den Falten, zum Teil der Ringmuskulatur dicht benachbart, zum Teil aber auch gegen das Epithel hin locker verteilt. Die Enden dieser inneren Muskelfasern inserieren an der Cuticula des Epithels, gegen welche sie, sich dichotom auflösend, emporsteigen. Blutgefässe kommen vor allem in der peritonealen Bindegewebslage vor. Wir können Letztere auch als Tunica externa, die innere, vorwiegend in den Falten entwickelte, Lage als Tunica propria, und die Muskellage als Tunica media oder Muscularis bezeichnen.

Epithel. Das Epithel besteht aus mässig hohen Cylinderzellen, welche eine dicke Cuticula tragen. Die Zellen sind deutlich längsfädig struiert und zeigen den ovalen Kern meist in basaler Lage. An den Fäden heften feine schwärzbare Körner (Desmochondren). Zwischen den Zellen sind gewöhnlich Intercellularräume vorhanden, die von feinen Brücken durchquert und distal durch zarte Schlussleisten abgeschlossen werden. Die Kerne zeigen neben mässig viel Nucleom einen deutlichen Nucleolus. An der Cuticula unterscheidet man eine dünne schwärzbare Aussen- und eine dickere helle Innenlage, welch letztere fein geschichtet und an den Ansatzstellen der Muskelfasern leicht verdickt ist.

In das Epithel, das durch keine deutliche Grenzlamelle vom Bindegewebe getrennt ist, dringen auch Blutlakunen und mit diesen Lymphzellen ein.

Bindegewebe. Das Bindegewebe ist allein als zelliges entwickelt. Es besteht in der Tunica propria aus LEYDIG'schen Zellen erster Ordnung und in der Externa aus solchen zweiter Ordnung. Die Zellen sind hier am Darm besonders günstig zu untersuchen, da gute Konservierung leichter gelingt als an der Haut. Ein lockeres fädiges Gerüst im Innern tritt deutlich hervor und ebenso sind die Fibrillen in der Wandung leicht festzustellen. Je besser die Fäden erhalten sind, um so gleichmässiger durchsetzen sie die mächtig entwickelte Zwischensubstanz, zeigen ziemlich gestreckten, nur leicht gekrümmten, Verlauf und anliegend feine Körnchen (Desmochondren), durch deren Schwärzung sie deutlich hervortreten. Eine bestimmte Orientierung ist um so schwerer festzustellen, je abgerundeter die Zelle ist. Wenn dieselbe sich in die Länge streckt, verlaufen die Fäden in der Hauptsache parallel zur Längsachse, vor allem die in der Wandung fixierten Fibrillen.

Im Sarc treten gelegentlich Körnchen, die sich zu Ballen von beträchtlicher Grösse ansammeln können, auf; es handelt sich um Reservenährstoffe (Glykogen). Der Kern liegt einseitig der Wand an oder im inneren Fadenwerk aufgehängt. Er ist ellipsoid geformt, mässig reich an verstreutem Nucleom und enthält einen Nucleolus.

Durch dichtere Zusammenfügung von Fibrillen im Zellinnern

nähern sich die Leydig'schen Zellen erster denen zweiter Ordnung. Letztere finden sich in der dünnen Tunica externa und sind, da sie hier längs verlaufen, quer getroffen. Ihre Wandung ist in toto oder lokal verdickt und im Innern treten die Querschnitte von Fasern und Balken hervor, denen Fibrillen, die durch Bindesubstanz zusammengehalten werden, zu Grunde liegen. Auch Trophochondern in mehr oder weniger reichlichen Anhäufungen kommen vor; der Kern zeigt nichts Besonderes.

In der Tunica externa verlaufen longitudinal Gefässe und Nerven. Die Gefässe zeigen die geschilderte Struktur (siehe bei Haut); im Innern die feine schwärzbare Intima, darunter ein einschichtiges Zellenlager und aussen die nicht schwärzbare Adventitia, welche nicht immer eine geschlossene Schicht bildet. Die Intima erweist sich als Bildung des Zellenlagers, dessen Elemente strukturell als Leydig'sche Zellen dritter Ordnung, mit einseitig lokalisierten, lamellösen Stützbildungen aufzufassen sind; die Adventitia stammt vom umgebenden Zellgewebe. Von den Gefässen gehen Aeste in die Falten ab, die sich in die hier reichlich entwickelten Blutlakunen öffnen. Die Lakunen stellen nichts anderes als spaltartige Lücken zwischen den Leydig'schen Zellen vor, die auch ins Epithel, als stark erweiterte Intercellularräume, vordringen. Sie enthalten Blutgerinnsel und Lymphzellen (siehe bei Haut).

Die Nerven zeigen eine mässige Zahl von Axonen, die in reichliches Hüllgewebe, wie es für die von den Konnektiven abzweigenden Seitennerven beschrieben wurde, eingebettet sind. Zweige der Nerven begeben sich in die Tunica propria und enden hier an der Muskulatur.

Muskulatur. Ring- und Längsmuskulatur bestehen aus einzeln verteilten Myen, die in der Ringlage sich einschichtig, in der Längslage dagegen locker, fast über den ganzen Faltenquerschnitt, verteilen. Die Anordnung der Myofibrillen in den Längsfasern ist eine lockere. Sie bilden auf dem Querschnitt schmale bandartige Säulchen innerhalb eines fast kreisförmigen Myolemms und sind durch Sarc, welches die Kerne enthält, von einander getrennt. Meist, aber nicht immer, liegen die Kerne dem Myolemm an, oft von reichlichem Sarc umgeben. Durch Septen wird der Myonquerschnitt undeutlich abgeteilt; wo die Septen scharf sich abheben und als gesonderte Myolemmen erscheinen, beginnt die dichotome Endverästelung, welche nur für die Längsmuskulatur gilt. Die Endäste divergieren von einander und lösen sich zuletzt in die Säulchen, diese, wenn auch wohl nicht immer, in Fibrillen auf, welche an der Cuticula des Epithels inserieren.

Die lockere Anordnung der Säulchen erleichtert die Untersuchung des Zusammenhangs der Myofibrillen mit dem Myolemm. Es zeigt sich, dass der Zusammenhang durch fadenartige Brücken, also durch Quernetze, nicht durch Membranen, bewirkt wird. Im Sarc sind längsverlaufende Fäden und gelegentlich körnige Einlagerungen nachweisbar. Betreffs der Querstreifung gilt das bei Kaumuskel Vorgetragene (siehe unten).

Leber (*Astacus fluviatilis*).

Die als Leber (siehe unten) bezeichnete, umfangreiche, paarige Mitteldarmdrüse von *Astacus* hat einen tubulösen Bau. Zahllose, dicht gedrängte, Tubuli gehen durch fingerartige Teilung aus kurzen stärkeren

Gängen hervor, welche, jederseits zu zwei Hauptgängen von gleichfalls sehr geringer Länge vereinigt, in den Mitteldarm einmünden. Jeder Tubulus (Fig. 428) wird von einem hohen einschichtigen enterodermalen Epithel ausgekleidet, das, infolge verschiedener Höhe der Epithelzellen, flach längsgefaltet erscheint. Umgeben wird jeder Tubulus von einer dünnen Lage von Muskelfasern und Bindegewebe mit eingelagerten Gefässen und Nerven.

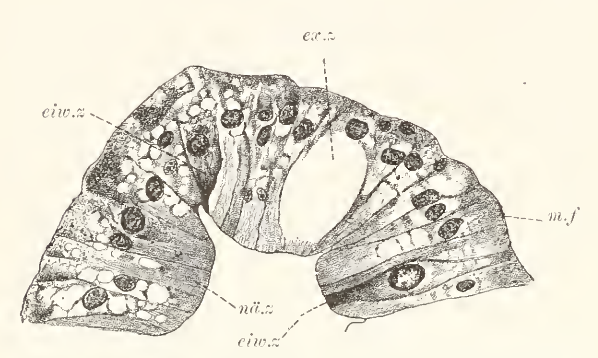


Fig. 428. *Astacus fluviatilis,* Anschnitt eines Lebertubulus. *nä.z* Nährzelle, *eiw.z* Eiweisszelle, *ex.z* Exkretzelle, *m.f* Muskelfaser.

Das Leberepithel setzt sich aus drei Arten von Zellen zusammen. Neben vor allem reich entwickelten Nährzellen kommen Exkretzellen und Drüsenzellen vor, die speziell als Fermentzellen zu deuten sind. Wir betrachten zunächst die Nährzellen.

Die Nährzellen sind breite, hohe Cylinderzellen mit einem sehr niedrigen, oft nicht sicher wahrnehmbaren, Stäbchensaum. Der Kern liegt in der basalen Hälfte; er ist von ovaler Gestalt, reich an Nucleom, das sich in feinen Körnern ziemlich gleichmässig verteilt, und enthält einen Nucleolus in seitenständiger Lage. Das Gerüst ist entweder durchaus deutlich längsfädig struiert oder mehr oder weniger stark von Vakuolen durchsetzt, in denen Fettkörner eingeschlossen liegen. Zum Nachweis der Fettkörner bedarf es der Fixierung mit Osmiumsäure, welche die oft ziemlich grossen Körner schwärzt; bei anderen Fixierungsmethoden liegen meist nur helle Räume vor. Die Gerüstfäden zeigen die typische Beschaffenheit. Sie setzen sich in die Stäbchen fort und zeigen oft an der Oberfläche der Zelle ein kleines schwärzbares Korn, das in der Höhe der Schlussleisten liegt. Die Schlussleisten sind ziemlich hohe Bänder, über deren Niveau sich der Stäbchensaum erhebt. Eine Zellmembran tritt gewöhnlich deutlich hervor; Intercellularlücken sind nicht sicher zu unterscheiden. Ausser den Fettkörnern finden sich feine Granulationen oft basal vom Kern; auch ganz distal treten vereinzelt hie und da Körnchen auf, die sich blau färben.

Die Deutung der beschriebenen Zellen als Nährzellen ergiebt sich aus zwei Momenten. Erstens ermangeln sie der Sekretkörner, zweitens ist die Aufnahme von flüssigen Nährstoffen durch die Leber experimentell festgestellt (Cuénot). Da nun beide anderen Zellarten in letzterer Hinsicht nicht in Betracht kommen (siehe unten), so können als Nährzellen nur die Beschriebenen gedeutet werden, denen aber ausser der nutritorischen Funktion auch die der Speicherung von Reservenährstoffen zukommt. Nach Cuénot wird ausser dem Fett auch Glykogen gespeichert.

Zwischen den Nährzellen kommen, bald seltener, bald häufig,

Zellen vor, die von einer riesigen Vakuole geschwellt werden. Das Sarc bildet nur eine dünne Wand und einen kurzen basalen konischen Stiel, der am Uebergang zur distalen Endblase (Exkretblase) den abgeplatteten, distal eingebuchteten, Kern enthält. In der Blase befindet sich eine intra vitam gelbgrün gefärbte Flüssigkeit, welcher die Leber ihre grünlichgraue Färbung verdankt, und ausserdem eine mittelständige Gruppe von schwärzbaren feinen Körnern. Durch Platzen der Vakuolenwand wird die Exkretflüssigkeit in das Tubuluslumen entleert.

Dass es sich bei diesen Zellen nicht, wie bis jetzt angenommen wird, um eine besondere Art von Drüsenzellen handelt, geht daraus hervor, dass echte Drüsenzellen neben ihnen nachweisbar sind (siehe unten). Durch Cuénot wurde ferner die exkretorische Funktion der Leber bei Injektion von Farbstoffen in die Leibeshöhle experimentell nachgewiesen.

Die eigentlichen Drüsenzellen der Leber, die als Fermentzellen bezeichnet wurden, sind den Nährzellen ähnlich geformt, unterscheiden sich aber meist leicht von ihnen durch den Kern, die Beschaffenheit des Gerüsts und das Sekret, dessen Ausstossung an den Präparaten leicht festzustellen ist. Der Kern ist umfangreicher als der der Nährzellen, liegt in mittlerer Zellhöhe und enthält einen oder zwei ziemlich grosse Nucleolen. Das Gerüst ist mindestens distal vom Kern, gewöhnlich aber auch neben diesem und im angrenzenden Teil der basalen Hälfte von auffallender Beschaffenheit. Es besteht aus dicken, geschlängelt verlaufenden, Fibrillen, die sich mit Hämatoxylin intensiv färben. Jede Fibrille ist als Faden zu deuten, der von einer färbbaren Masse eingescheidet wird (Sekretfibrille); diese färbbare Masse bildet hie und da dickere Knoten oder auch Körner und erscheint als Vorstufe heller, meist wenig reichlich angehäufter, Sekretkörner, welche ins Lumen des Tubulus ausgestossen werden. Die Färbbarkeit dieses Sekretes ist wenig scharf ausgesprochen; Eosin färbt es nur schwach. Als Ferment ist es auf Grund der chemischen Untersuchung des Lebersekretes zu bezeichnen. Ein Gallenfarbstoff wird ebensowenig von der Crustaceenleber wie von der der Mollusken abgesondert.

Basal finden sich im Epithel einzelne kleine Zellen eingestreut, deren Bedeutung und Herkunft unbekannt bleibt. Um Ersatzzellen des Epithels dürfte es sich weniger handeln, als um Lymphzellen, die ja auch im Darmepithel vorkommen.

Das umgebende spärliche Bindegewebe besteht aus einer kräftigen Grenzlamelle mit flach anliegenden Kernen und ausserdem aus Leydig'schen Zellen zweiter Ordnung, welche in Begleitung von Gefässen und Nerven auftreten. Der Grenzlamelle liegen in weiter Verteilung zarte Bänder cirkulär verlaufender Muskelfasern an, die durch feine Anastomosen untereinander verbunden werden (Weber).

Kaumuskel (*Astacus fluviatilis*).

Zum feineren Studium der Krebsmuskulatur sind die Mandibular- oder Kaumuskeln sehr geeignet. Die Kaumuskeln inserieren am Rückenpanzer mit breiter Fläche, verjüngen sich dagegen kegelförmig gegen die Ansatzstelle an der Mandibel hin und inserieren hier an einer röhrenartigen Einsenkung des Epiderms, die sich am inneren

Ende in zahlreiche gestreckte, schwach divergierende, Aeste (Fig. 429) auflöst. Die Röhre, sowie deren Aeste, sind vom Panzer ausgekleidet, dessen Stärke gegen innen zu beträchtlich abnimmt; er repräsentiert eine Cuticularsehne, im Gegensatz zu den Bindegewebssehnen, welche die Verbindung des Epiderms mit dem Muskel vermitteln. Am Kaumuskel sind drei verschiedene Gewebe in charakteristischer Ausbildung zu untersuchen: Epiderm, Muskulatur und Bindegewebe.

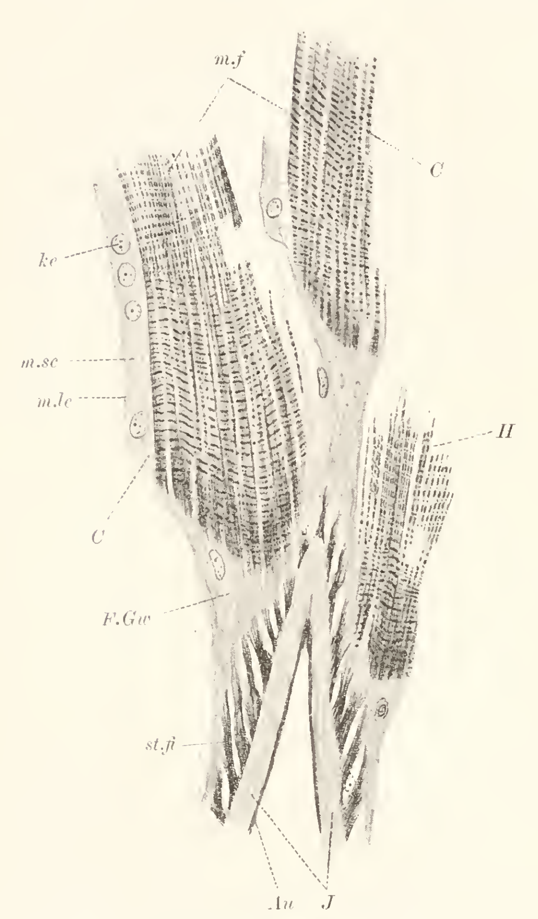


Fig. 429. *Astacus fluviatilis*, Stück vom Kaumuskel. *J* und *Au* Innen- und Aussenlage der Cuticularsehne, *st.fi* Stützfibrillen der Deckzellen, *F.Gw* Fasergewebe, *m.f* Muskelfasern, *m.sc* Myosarc, *m.le* Myolemm, *ke* Muskelkerne, *C* und *H* anisotrope Querstreifen der Muskelsäulchen.

Das Epiderm besteht aus breiten kubischen Deckzellen (Fig. 430), an denen eine längsfibrilläre Struktur scharf hervortritt. Sämtliche Fibrillen dienen in gleicher Weise der Uebertragung des Muskelzuges auf den Panzer, wie es bei *Branchipus* für einen Teil des Zellgerüstes (Säulchen) beschrieben wurde. Sie verlaufen gestreckt, sind glatt begrenzt, verhältnismässig dick und schwärzen sich intensiv. Ihr distales Ende haftet am Panzer, in den es sich zweifellos fortsetzt (siehe bei Haut); das basale Ende verstreicht in der bindigen Sehne. Dieser Bau gilt übrigens nur für die Ansatzflächen der Muskulatur an den Endröhren; gegen die Hauptröhre hin und an dieser ist die fibrilläre Struktur wenig deutlich und das Sarc aufgelockert. Der ellipsoide, flach gestellte, Kern liegt zwischen den zu Bündeln oder Säulen zusammengefügten Fibrillen; er ist arm an Nucleom und Nucleolarsubstanz. Ueber den Panzer ist nichts Besonderes auszusagen (siehe bei Haut).

Der eigentliche Muskel besteht aus starken Myen, die sich von denen von *Branchipus* durch die Anordnung der Fibrillen in kräftigen, gleichmässig dicken, Säulchen unterscheiden. Bei *Astacus* ist es eine grössere Anzahl von Fibrillen, die sich eng aneinanderlegen, doch in den Säulchen deutlich zu unterscheiden sind; zwischen den Säulchen

bleiben breitere, von heller Zwischensubstanz erfüllte. Räume. die auf dem Faserquerschnitt als helles Geäder (COHNHEIM'sche Felderung) hervortreten. Die Kerne liegen peripher unter dem Myolemm in einem Sarcmantel. der reich an eingelagerten feinen Körnern ist. Diese Körner repräsentieren jedenfalls Nährstoffe und sind daher als Trophochondren, spez. als Myochondren, zu bezeichnen.

In der Struktur der Fibrillen liegen keine Unterschiede zu *Branchipus* vor; nur ist die Segmentlänge weit beträchtlicher und daher sind die einzelnen Streifen besser zu untersuchen. Die Zwischenstreifen (Z) treten, ausser im Kontraktionsstadium. immer scharf hervor; bemerkt sei, dass ihre starke Färbbarkeit im Erschlaffungsstadium noch auf einen Rest von C zurückzuführen ist. Die Quernetze sind innerhalb der Säulchen (intracolumnär) wegen der dichten Benachbarung der Fibrillen weniger leicht als zwischen den Säulchen (intercolumnär) zu erkennen. Sie lassen sich bis zum Myolemm, durch den Sarcmantel hindurch, mit dessen Fäden sie in Verbindung stehen, wenn auch nur unscharf, verfolgen.

Fig. 430. *Astacus fluviatilis*, Partie vom Kaumuskel. *st.fi* Stützfibrillen, ke_1 Kern einer Deckzelle, *Cu* Cuticula (nur angedeutet), *F.Gw* Fasergewebe, *ke* zugehöriger Kern, *H*, *Q*, *M*, *C* verschiedene anisotrope Streifen zweier Muskelsäulchen, *Z* Zwischenstreifen.

Von den eigentlichen Querstreifen unterscheiden wir auf dem Kontraktionsstadium sehr deutlich C, minder deutlich M, das an stark kontrahierten Segmenten ganz vermisst wird. Auf dem Uebergangsstadium ist M fast immer nachweisbar; der helle Mittelstreifen Jm zerfällt demnach in zwei Stücke. Ein anisotroper Nebenstreifen N fehlt (siehe darüber bei *Hydrophilus*). Das gut charakterisierte Erschlaffungsstadium ist durch mächtige Entwicklung von M, dem gegenüber Q stark zurücktritt, ferner durch den erwähnten Rest von C ausgezeichnet. Wenn M und Q nicht gesondert zu unterscheiden sind, was gelegentlich, wenn auch selten, der Fall ist, liegt der lange Hauptstreifen (H) vor, der in der Mitte am stärksten geschwärzt, an den Enden, aus denen sich Q entwickelt, unscharf begrenzt ist.

Das Bindegewebe ist an den Muskelenden als typisches Fasergewebe entwickelt, das sich vom faserigen Zellengewebe

(siehe Haut) durch reichliche Entwicklung extracellulärer fibrillärer Bindesubstanz, im Umkreis spindeliger Bindezellen, scharf unterscheidet. Die Myofibrillen einerseits und die Deckzellfibrillen andererseits senken sich in eine dicke Lamelle ein, in der Bindefibrillen in dichter Anordnung, von spärlicher Grundsubstanz verkittet, entsprechend den Myo- und Stützfibrillen verlaufen. Wo keine Muskeln an die Epithelröhren herantreten, ist das Fasergewebe als dünne Grenzlamelle entwickelt. Zwischen den Muskeln liegt wiederum Zellengewebe mit Gefässen und Blutlakunen, ganz in der gleichen Ausbildung wie in der Rückenhaut (siehe dort).

Nephridium (Antennendrüse) (*Astacus fluviatilis*).

Das Nephridium von *Astacus* ist, wie bei allen höheren Krebsen, als paarige Antennendrüse entwickelt, die jederseits am Vorderende des Cephalothorax auf der ventralen Seite liegt und am Basalglied der zweiten Antenne auf einem besonderen Höcker (Tuberculus renalis) ausmündet. In den Hauptzügen seines Baues stimmt das Nephridium mit den Segmentalorganen von *Peripatus* überein, ist also im wesentlichen ein Metanephridium, doch von dem der Würmer und Mollusken durch den Besitz eines Endbläschens unterschieden, das als Angliederung eines Teils des ontogenetisch angelegten Cöloms (Nephrocöl) aufzufassen ist (Grobben). Wir haben folgende Hauptteile zu unterscheiden: das Endbläschen, den Nephridialkanal, die Harnblase und den Ausführungsgang (Ureter), der durch den Nephroporus nach aussen mündet. Als Nephrostom ist die Einmündung des Kanales in das Bläschen zu bezeichnen, die, wie bei allen Crustaceen, im Gegensatz zu *Peripatus*, der Wimpern vollständig entbehrt. Der Nephridialkanal gliedert sich, entsprechend der Marchalschen Terminologie, in vier Abschnitte: in den grünen, den intermedialen, den transparenten und weissen Kanal. Ersterer beginnt mit dem Nephrostom, letzterer mündet in die Harnblase.

Der Form nach bildet die Antennendrüse (Fig. 431) ein rundes kompaktes Organ, an dem ohne weiteres drei Teile auffallen. Dorsal liegt die Harnblase, von deren vorderem Ende der Ureter entspringt und zum Nephroporus nach abwärts steigt. Unter der Harnblase liegen alle anderen Teile dicht zusammengedrängt. Man fasst sie gewöhnlich als eigentliche Antennendrüse oder als drüsigen Teil derselben zusammen, obgleich auch die Harnblase secerniert, und unterscheidet wieder das Endbläschen vom Labyrinth, welches vom kompliziert gestalteten Nephridialkanal gebildet wird. Das Endbläschen liegt am drüsigen Teil zu oberst und gegen vorn verschoben. Aeusserlich erscheint es infolge der bindigen Umkleidung als flacher oval umgrenzter Körper; das eigentliche Bläschen hat aber die Form eines dickschenkligen Hufeisens,

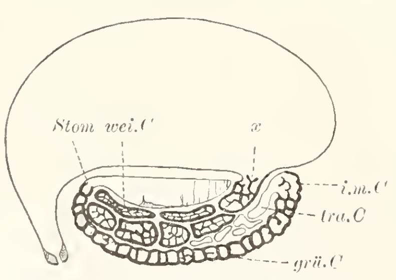
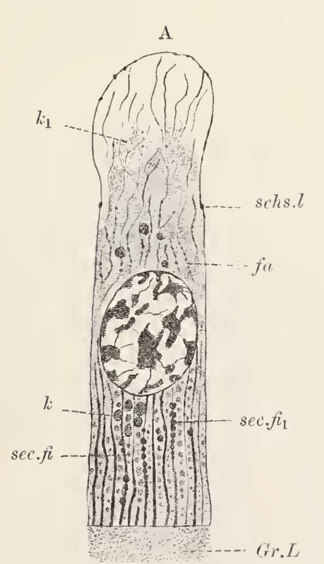


Fig. 431. *Astacus fluviatilis*, schematischer Längsschnitt der Antennendrüse, nach Marchal. *Stom* Nephrostom, *grü.C* grüner Kanal, *i.m.C* intermedialer Kanal, *tra.C* transparenter Kanal, *wei.C* weisser Kanal, *x* Mündung desselben in die Harnblase.

dessen Mittelteil mit dem Labyrinth zusammenhängt. Die Aussenkontur des Hufeisens ist mit alveolenartigen Ausstülpungen besetzt. Das Endbläschen geht vorn über in ein korbähnliches Gebilde, das die Grundlage des Labyrinths vorstellt und vom netzartig aufgelösten grünen Kanal samt dessen bindegewebiger Umhüllung geliefert wird (Rindensubstanz). Während das Endbläschen hell gelb gefärbt ist, zeigt die Rindensubstanz lebhaft grüne Färbung. Am hinteren Ende geht sie über in einen kurzen, gegen vorn gewendeten Konus, welcher den gleichfalls netzig entwickelten intermedialen Kanal, der aber grau getönt ist, enthält. Nun folgt die in die Rinde eingesenkte Marksubstanz, welcher vorn das Endbläschen, hinten direkt die Harnblase. aufliegt. Die Marksubstanz wird zunächst vom dünnen transparenten Kanal, der mehrere Windungen beschreibt und ein einheitliches Lumen besitzt, dann vom langen, stark aufgewundenen und umfangreicheren, weissen Kanal gebildet, dessen Lumen durch zahlreiche Falten der Wandung in zusammenhängende, gleichfalls netzartige, Räume abgeteilt wird. Die Windungen des weissen Kanals ordnen sich im wesentlichen in zwei Schichten übereinander; die Einmündung in die Harnblase liegt hinter dem Endbläschen.

Das Epithel des Nephridiums besteht überall aus cylindrischen Zellen (Fig. 432) von geringer Höhe, die aber in den Hauptregionen gewisse strukturelle Differenzen zeigen. Am besten zu untersuchen sind die Zellen des grünen Kanals (Rindensubstanz). Sie enthalten längsverlaufende, ziemlich gestreckte, Fäden, die den Zellen ein ausgesprochen streifiges Aussehen verleihen; distal setzen sich die Fäden in kurze Stäbchen fort, welche insgesamt einen Saum liefern, der sich mit Hämatoxylin färbt. Die Zellen sind etwa doppelt so lang als



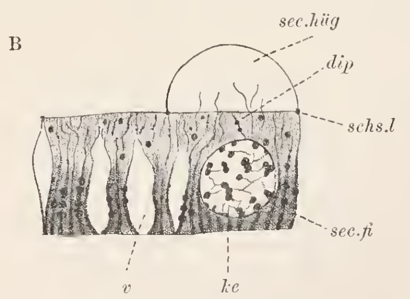


Fig. 432. *Astacus*, Nephrocyten von verschiedenen Stellen des Nephridiums. *sec.fi* Sekretfibrille, *sec.fi*$_1$ desgl., die Sekretkörner (k) in Ablösung begriffen, k_1 Sekretkörner in Lösung, *sec.hüg* Sekrethügel, *fa* Faden, *schs.l* Schlussleiste, *v* Vakuole, *ke* Kern, *Gr.L* Grenzlamelle, *dip* Diplochonder.

breit; der Kern liegt in mittlerer Höhe und enthält vor allem mittelständig Nucleom in einem oder mehreren groben Brocken. Schlussleisten sind vorhanden, Intercellularlücken dagegen nicht sicher unterscheidbar. Basal erscheinen die Fäden meist verdickt und färben sich mit Hämatoxylin intensiv; sie sind hier Träger des entstehenden Sekretes (Sekretfibrillen), das deutliche Reihen von Körnern bildet und

später frei in Körnerform zwischen den Fäden liegt. Intra vitam lassen sich in der Zelle grüngefärbte Körner oder Tropfen nachweisen, denen die Rindensubstanz ihre grüne Farbe verdankt. Alle diese Körner enthalten Exkretstoffe; sie werden nicht ausgestossen, zerfallen vielmehr in der Zelle in feinere Granulationen, die sich verflüssigen. Das flüssige Sekret gelangt ins Kanallumen.

Das Aussehen des distalen Zellendes schwankt beträchtlich. Zwischen den Stäbchen liegt eine intra vitam glänzende Exkretsubstanz (Marchal), die sich oft reich anhäuft und die Bildung von Exkrethügeln bedingt, die vom Stäbchensaum und vom distalen Zellsarc geliefert werden. Sie springen bruchsackartig, als Exkretbläschen, ins Lumen des Kanals vor. Mehrere solcher Bläschen können nebeneinander auftreten, verfliessen allmählich und lösen sich zuletzt insgesammt ab. Da die Bläschenbildung vorwiegend im mittleren Zellbereich stattfindet, erhält sich gewöhnlich ein schmaler Rand des Stäbchensaums, der sich wie sonst dunkel färbt, während die Bläschen hell erscheinen. In den Bläschen finden sich gelöste Exkretstoffe, die bei Färbung intra vitam mit Indigcarmin sich blau färben, woraus auf eine alkalische Reaktion derselben geschlossen werden kann (Kowalewsky). Da sich auch der Stäbchensaum blau färbt (Marchal), so erscheint dieser als der spezielle Bildner des alkalisch reagierenden Exkretes; man darf jedoch wohl richtiger sagen, dass das an den Sekretfibrillen entstehende Sekret im distalen Zellende, vor allem im Stäbchensaum, seine letzte Reifung durchmacht, die ihm die geschilderten Eigenschaften verleiht.

An den Zellen der Marksubstanz fehlt der Stäbchensaum; hier wird Indigcarmin (siehe oben) nicht aufgenommen (Cuénot). Doch ist die Reaktion des gleichfalls in Bläschenform ausgestossenen Exkretes eine alkalische, wie in der Rindensubstanz. Die Zellen sind niedrig und deutlich längsfädig struiert: der basale Teil besteht immer aus intensiv färbbaren Sekretfibrillen, von denen sich gleichfalls lebhaft färbbare Körner ablösen. Diese lösen sich wieder auf, da der distale Teil hell und körnchenarm ist. Die Exkretbläschen nehmen die ganze Breite der Zelle ein und werden, wie in der Rindensubstanz, ins Kanallumen abgestossen. Wie dort kann man in ihnen manchmal wieder kleinere Bläschen unterscheiden. Bemerkenswert für den weissen Kanal ist die ausserordentlich reiche Umspülung des Epithelrohres durch Blut. Blutlakunen kommen zwar in der Umgebung aller Nephridialteile, besonders reichlich aber hier, vor.

Die Zellen des Endbläschens sind wesentlich verschieden von denen des Labyrinths. Sie sind von schlanker und schmaler Form und lassen ein Gerüst nur schwer unterscheiden. Ein Stäbchensaum fehlt, doch werden Exkretbläschen gebildet, in denen sich grosse glänzende Ballen ansammeln, die intra vitam gelb gefärbt sind und daher die charakteristische Färbung des Endbläschens bedingen. Indigocarmin wird nicht angenommen, dagegen Ammoniakcarmin; die Reaktion des Exkretes ist also eine saure. Ein Exkretballen entsteht durch Zusammenfluss von Körnern, die im ganzen Sarc auftreten; das Exkretbläschen erreicht im Verhältnis zur Zellmasse oft bedeutende Grösse und umfasst nicht selten die ganze Zelle, die in toto abgestossen wird (Marchal). Bei lebhafter Exkretion nehmen die Zellen sehr verschiedene Form an und erreichen manchmal beträchtliche Länge.

Die Zellen der Harnblase zeigen am meisten Aehnlichkeit mit

denen der Marksubstanz, doch sind die basalen Sekretfibrillen schwächer entwickelt und das Sarc im allgemeinen von hellem Aussehen. Exkretbläschen werden gebildet; sie enthalten ein alkalisches Exkret, welches aber das Indigocarmin nicht aufnimmt.

Das Bindegewebe ist nur an der Harnblase reichlicher entwickelt. Es besteht hier aus faserig entwickelten LEYDIG'schen Zellen von verschiedener Orientierung. An den übrigen Nierenteilen beobachtet man nur zarte Grenzlamellen und hie und da Gruppen von LEYDIG'schen Zellen erster Ordnung. Die Blutzufuhr wird durch Arterien vom bekannten Bau (siehe Haut) vermittelt, die sich in ein reiches Netz von Lakunen auflösen. Im Blut kommen Lymphzellen und auch eosinophile Zellen vor (siehe ebenfalls bei Haut).

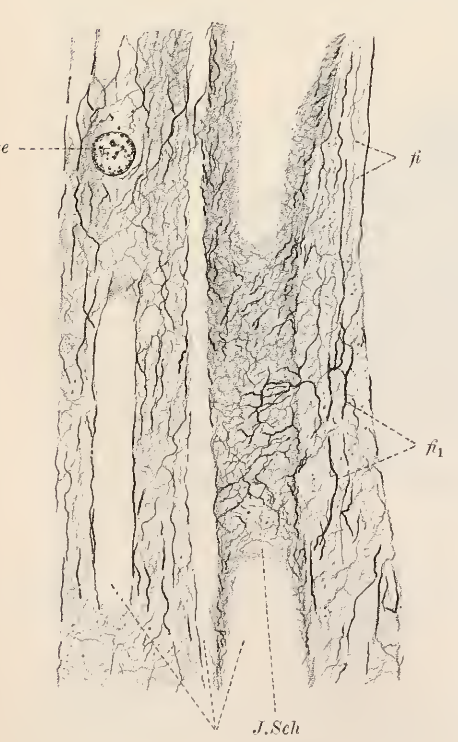
XII. Arthropoda. C. Hexapoda.

Periplaneta orientalis L. und *Hydrophilus piceus* L., verschiedene Organe.

Bauchmark (*Periplaneta orientalis*).

Im wesentlichen liegt derselbe Bau, wie bei *Astacus* vor, so dass hier nur eine kurze Besprechung der feineren Strukturen gegeben wird. Berücksichtigt werden die Ganglien und Konnektive des Abdomens.

Konnektiv. In den Nervenfasersträngen der Konnektive (Fig. 433), sowie aller Nerven, sehen wir die Nervenfasern von dichten



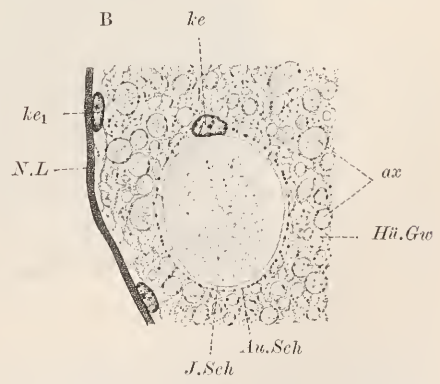


Fig. 433. *Periplaneta orientalis*, Schnitte von Konnektiven des Bauchmarks. A längs, B quer. *ax* Axone, *J.Sch* Innenscheide, *ke* Kern derselben, *Au.Sch* Aussenscheide, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *fi* und fi_1 feinere und starke Fibrillen desselben, ke_1 Kern des Perineuriums, *N.L* Neurallamelle.

Scheiden eingehüllt, welche untereinander durch ein Netzwerk feiner, aber ungleich starker, Fasern zusammengehalten werden. Dem Netzwerk sind rundliche oder ovale Kerne eingelagert. Peripher umgiebt das Ganze eine kräftige geschlossene Neurallamelle, die sich mit Eisenhämatoxylin, wie auch mit der van Gieson-Färbung, leicht tingiert. Zwischen die Lamelle und die Nervenfaserstränge schiebt sich eine einfache Zelllage (Perineurium) ein, die als Bildnerin der Lamelle aufzufassen ist und auch gegen den Strang hin noch eine zarte, oft kaum wahrnehmbare, Begrenzung zeigt. Die Kerne sind rundlich oder abgeplattet, je nach der wechselnden Dicke des Perineuriums.

Der feinere Bau der Faserstränge schliesst sich durchaus an den von den *Astacus*-Konnektiven bereits geschilderten an. Glia fehlt vollständig. Das Gewebe, welches die Nervenfasern umscheidet und zusammenhält, ist als Hüllgewebe zu bezeichnen. An den grösseren Nervenfasern lässt sich leicht eine zarte Innenscheide von einer derberen Aussenscheide unterscheiden. Im Gegensatz zu *Astacus* ist hier aber die Innenscheide, welcher auch platte Kerne innig anliegen, von homogener Structur, während die Aussenscheide längs verlaufende Fibrillen enthält, deren Anordnung jedoch eine wenig regelmässige ist, und die von dem Netz, das alle Aussenscheiden verbindet, nicht scharf abzutrennen sind.

In den Fasersträngen kommen auch Tracheengänge und Endzellen derselben vor (über Tracheen siehe im spez. Kapitel).

Ganglion. Am Ganglion (Fig. 434) ist das Perineurium

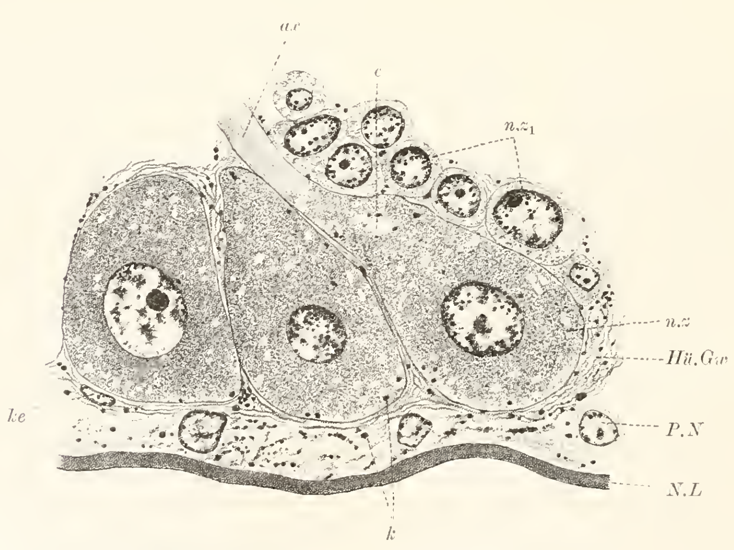


Fig. 434. *Periplaneta orientalis*, Stück aus einem Ganglion des Bauchmarks. *n.z*, $n.z_1$ grosse und kleine Nervenzellen, *a.x* Axon, *c* Kanälchen, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *ke* Kern desselben, *P.N* Kern des Perineuriums, *N.L* Neurallamelle, *k* Körner fraglicher Bedeutung.

nur wenig verdickt. Die Nervenzellen liegen in Hüllgewebe eingebettet, und bilden eine ununterbrochene Lage im Umkreis der Pile, in welche die Nervenfasern der Konnektive und Nerven ein-

strahlen und die durch Kommissuren verbunden sind. Ein Hüllgewebsseptum ist wie bei *Astacus* entwickelt.

Die Nervenzellschicht besteht aus Nerven- und Hüllzellen, nebst eingelagerten Tracheen und Blutlakunen. Die Nervenzellen sind von sehr verschiedener Grösse und, wie es scheint, meist multipolar, von ellipsoider oder fast kugliger Form; der Uebergang in die Fortsätze ist, ausser beim Axon, ein schroffer. Der Kern liegt mittelständig oder einseitig, vom Axon abgewendet, und enthält ein lockeres Mitom mit grossem Nucleolus. Das Sarc besteht aus einer hyalinen Zwischensubstanz mit eingelagerten feinen, sich leicht tingirenden Körnchen (Neurochondren) und mit Neurofibrillen, die, wie es scheint, ein lockeres Gitter bilden. Nicht selten finden sich Lymphkanälchen, in denen manchmal dunkle grössere Körner liegen, die mit denen des Binde- und Hüllgewebes übereinstimmen. Diese Körner haben ein fettartiges Aussehen. Im Axon sind die Neurofibrillen von zarter Beschaffenheit. Der strukturelle Uebergang des Nervenzellkörpers in den Axon ist, wie der formale, kein schroffer, da die Körnelung des ersteren bei Beginn des letzteren sich ganz allmählich verliert.

Das Hüllgewebe, welches die Nervenzellen und ihre Fortsätze umscheidet, erinnert an das von *Astacus*, insofern als es in Umgebung der kleineren Nervenzellen dichte Kapseln, in Umgebung der grösseren lockere Hüllen liefert, die einen fädigen Aufbau zeigen und infolge der oft reichlich auftretenden fettartigen Substanz nicht selten sich intensiv schwärzen. Die Herkunft des Hüllgewebes ist noch nicht sicher ermittelt; nach Heymons soll es sich vom Ektoderm ableiten und zugleich mit der neuralen Anlage entstehen.

Mitteldarm (*Hydrophilus piceus*).

Auf dem Querschnitt zeigt der Mitteldarm kreisrunde Form und besteht aus dem inneren Epithel (Fig. 435), das nach Heymons stomo- und proctodäalen Ursprungs, also als Mesodäoderm zu bezeichnen ist, und aus der lockeren Entopleura, welche von kryptenartigen Ausstülpungen des Epithels durchbrochen wird.

Epithel. Das einschichtige Epithel zeigt gegen das Darmlumen eine fast glatte, nur lokal leicht eingebuchtete, Kontur. Die Einbuchtungen entsprechen den Krypten, reichen aber nicht bis an deren Hals herab (siehe darüber weiter unten). Nur Nährzellen kommen vor, welche hohe, schlank cylindrische, Form besitzen und mit einem Stäbchensaum versehen sind. Das Sarc ist deutlich längsfädig struiert; die Fäden setzen sich in die Stäbchen fort und tragen im ganzen Verlaufe Desmochondren, die, wie es scheint, untereinander durch Brücken verbunden sind. Dicht unter der distalen Endfläche ist an einem mittleren Faden ein Diplochonder angeheftet. Am Stäbchensaum ist ein innerer heller Bereich von einem äusseren, breiteren, der sich mit Eosin färbt, zu unterscheiden; ersterer ist als Aussensaum zu bezeichnen. Bei Aufnahme der Nahrung sind beide Bereiche nicht von einander zu trennen. Seitlich ist das Sarcgerüst membranartig verbunden; Intercellularräume lassen sich nicht feststellen; Schlussleisten sind vorhanden und erscheinen von körniger Beschaffenheit. Zwischen den Sarcfäden kommen Körner nur in geringer Menge vor oder fehlen ganz. Durch Osmiumsäure werden bei

der Resorption der Nahrung Fettkörner nachweisbar. Der Kern liegt in mittlerer Höhe, ist von länglicher Form, ziemlich reich an Nucleinkörnern und enthält einen mittelständigen, relativ sehr grossen, Nucleolus, der sich mit Eosin färbt.

Die Nahrungsaufnahme kommt ausser dem Mitteldarme, der durch seinen Stäbchensaum dazu besonders geeignet erscheint, auch dem ektodermalen Vorderdarme, vor allem dem Kropf, zu (Petrunkewitsch), und ist hier, trotz der Anwesenheit einer anscheinend homogenen dicken Cuticula (Intima) am intensivsten. Bei Fütterung mit Fett sind in den Cuticularzellen Fetttropfen in grosser Menge nachweisbar, die rasch an die Lymphe der Leibeshöhle abgegeben werden. Bei Carminfütterung ist die Resorption besonders günstig nachweisbar.

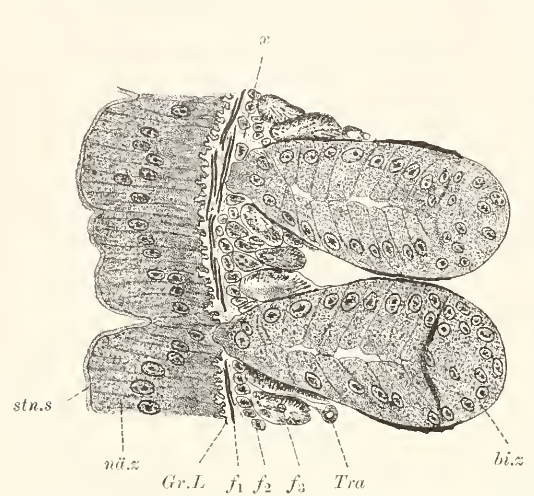


Fig. 435. *Hydrophilus piceus*, Stück eines Dünndarmlängsschnitts. *stn.s* Stäbchensaum, *nä.z* Nährzellen, *Gr.L* Grenzlamelle, *Tra* Trachee, *x* Bindegewebe (?), *bi.z* Bildungszellen, f_1 verästelte Muskelfasern, f_2, f_3 innere und äussere Ringfasern.

Die Krypten sind kurze Schläuche mit geringem Lumen, die sich nicht in das Darmlumen öffnen, wenngleich auch die Grenzlamelle (siehe unten) am Kryptenhals eine enge, von radialen Falten umstellte, Oeffnung zeigt. Nur bei der periodischen Abstossung des Darmepithels ist eine offene Verbindung vorhanden; die Regeneration des Epithels geht von den Krypten aus. Nach ihrem Abschluss schiebt sich das seitlich angrenzende Epithel über den Kryptenmund hinweg und auch das Kryptenepithel gewinnt distal einen Abschluss. In den Krypten sind die Epithelzellen weit niedriger als im Umkreis des Darmlumens und entbehren eines Stäbchensaums. Besonders abweichend erscheint das Epithel des Kryptenfundus. An der Uebergangsstelle verändern die Zellen plötzlich ihren Charakter, werden schmal und zeigen den Kern in verschiedener Höhe; ganz basal sind sie niedrig, aber umfangreicher. Es macht den Eindruck, als ob hier eine mehrschichtige Anordnung des Epithels vorläge, da das Lumen der Krypte in $^2/_3$ der Länge endet; indessen lehrt genauere Untersuchung, dass sich die seitlichen Zellen des Fundus nur eigenartig durcheinander schieben, alle aber die Epithelbasis erreichen. In den endständig gelegenen Zellen trifft man nicht selten auf Mitosen; die Zellen sind als Bildungszellen des Darmepithels zu bezeichnen.

Entopleura. Die Entopleura entbehrt dichten Gefüges. Sie besteht aus einer dünnen Grenzlamelle, welche dem Darmepithel innig anliegt und den Hals der Krypten umfasst; aus einer inneren, gleichfalls innig dem Darm anliegenden, und aus einer äusseren, zwischen den Krypten entwickelten, Muskellage; aus Nerven,

welche die äussere Muskellage begleiten, und aus Tracheen mit ihren Endverzweigungen, die sich an die Epithelien anlegen und in sie eindringen. Die äussere Muskellage zeigt zweierlei Elemente. Vor allem fallen kräftige Längsfasern auf, die etwa zu dritt zwischen je zwei benachbarten Krypten verlaufen und mit seitlichen, sowie mit Endverästelungen, teils an die Krypten dicht sich anlegen, teils an die innere Muskellage herantreten. Ferner finden sich spezifische Kryptenmuskelzellen, die nur lateral am Fundus entwickelt sind und diesem innig sich anschmiegen. Jedem Fundus kommen eine Anzahl solcher verästelter, sternförmiger Muskelzellen zu, welche einschichtig geordnete Myofibrillen in sehr verschiedener Verlaufsrichtung entwickeln. Wie bei allen Fasern ist ein Myolemm entwickelt, das den Fibrillenbündeln folgt und deren feste Verbindung mit dem Fundus vermittelt. Fortsätze dieser eigenartigen Elemente ziehen auch zur inneren Muskellage. Die Fibrillen erweisen sich an günstigen Stellen deutlich quergestreift. Die Kerne liegen dem Myolemm an auf der Aussenseite der Fibrillen.

Die innere Muskellage besteht aus einer kräftigen äusseren und einer schwächeren inneren Ringfaserschicht, die dicht aneinander schliessen, und aus einer Schicht sternförmiger Zellen (Fig. 436), die der Grenzlamelle innig anliegen. Die letzteren erinnern an die sternförmigen Elemente der Krypten, sind aber kräftiger als diese, die Fortsätze länger ausgedehnt und von rundem Querschnitt. Ob sie einfache Zellen oder Myen repräsentieren, ist nicht sicher zu entscheiden; das erstere ist wahrscheinlicher. Die bündelweis geordneten, nach allen Richtungen verlaufenden, Fibrillen sind deutlich quergestreift; wahrscheinlich ist jedoch die Querstreifung hier und auch an den inneren Ringfasern eine solche ersten Grades, während sie an den Längs- und äusseren Ringfasern zweiten Grades ist und die Nebenstreifen (N) sich hier leicht feststellen lassen. Ueber die feinere Struktur der quergestreiften Fasern zweiten Grades siehe bei Flügelmuskeln. Zu erwähnen ist, dass bei den Ringfasern die Kerne vorwiegend peripher, dicht unter dem Myolemm, bei den Längsfasern aber axial, zwischen den Fibrillen und hier in fast ununterbrochener Reihe, liegen. Die Ringfasern verästeln sich nicht.



Fig. 436. *Hydrophilus piceus*, flächenhafter Anschnitt des Darms, um die unmittelbar der Grenzlamelle anliegenden verästelten Muskelfasern (*m.f*) zu zeigen. *ke* Muskelkern, ke_1 Kern des Darmepithels, *Gr.L* gefaltete Grenzlamelle, $Gr.L_1$ desgl., am Hals einer Krypte, *x* lockeres Gewebe verschiedener Art.

. Bindezellen sind überhaupt nicht mit Sicherheit nachweisbar. Die einzige typische Bindegewebsbildung des Darmes ist die leicht färbbare, homogene Grenzlamelle, welche im Umkreis des Darmepithels und der Kryptenhälse entwickelt ist und der Kerne vollständig entbehrt. — Es sei bemerkt, dass am Enddarm auch eine Grenzlamelle völlig fehlt. Die daselbst reichlich vorhandenen, dem

Epithel innig anliegenden, platten Zellen sind sämtlich Tracheenendzellen. — Am Kryptenkörper fehlt die Lamelle. Der Zusammenhalt aller Teile wird durch die Zweige der Muskelfasern, durch die Tracheen mit ihren feinen Zellfortsätzen und durch die Nerven bewirkt. Die Entopleura hat derart ein lockeres Gefüge. Immerhin bleibt die Deutung der mit x in der Figur bezeichneten feinen Fäden fraglich.

Die Nerven bilden dünne Stämmchen, welche den äusseren Längsmuskelfasern aussen anliegen und Zweige an dieselben, sowie an alle anderen Elemente des Darmes abgeben. Beim Herantreten der Nervenfasern an die Muskelfasern bilden erstere kleine Endhügel (sog. Doyère'sche Hügel). Die Tracheen sind massenhaft entwickelt. Ausserhalb der Krypten verlaufen starke Gänge, welche Aeste zwischen die Krypten abgeben, die sich hier reich verzweigen. An den Teilungsstellen spannen sich häufig schwimmhautartige Sarcflächen zwischen den Aesten aus, die von entsprechend gelegenen Matrixzellen gebildet werden und auch dünne fadenartige Fortsätze abgeben, welche besonders reich zwischen den inneren Muskelfasern entwickelt sind. Die feinen Tracheengänge laufen in Endzellen aus, welche sich an die verschiedenen Elemente, z. B. an die Krypten, dicht anschmiegen und feine Fortsätze abgeben, die nach Petrunkewitsch bei *Periplaneta* zwischen die Epithelzellen des Darms, bis zur Cuticula (Kropf), vordringen und sich auch an der Nahrungsaufnahme beteiligen. In den Endzellen und deren Fortsätzen verlaufen Kapillaren, deren Limitans äusserst zart ist und der Spiralfalte entbehrt. Die letztere endet scharf an der Abgangsstelle der Kapillaren (näheres über die Struktur der Tracheen siehe weiter unten). Die aufgenommenen Nährstoffe werden an das Tracheenlumen abgegeben und gelangen von hier aus in die Matrixzellen, zu deren Ernährung sie ausschliesslich bestimmt sein dürften.

Im Darmlumen findet sich frei gelegen eine zarte röhrenförmige Membran, die aus Chitin besteht und als Trichter bezeichnet wird (A. Schneider). Sie umschliesst die festen Nährstoffe, welche derart nicht mit dem Epithel in direkte Berührung kommen. Der Trichter beginnt an der Grenze des Vorder- und Mitteldarms und reicht bis zum After; Teile desselben werden als Umhüllung der Fäces bei der Defäkation mit ausgestossen. Er ist ein Bildungsprodukt des vordersten Mitteldarmabschnitts (Cuénot), welcher den sog. Rüssels umgiebt, der als ringartige Falte des Vorderdarmendes in den Mitteldarm vorspringt. Wie es scheint, wird er dauernd neugebildet.

Flügelmuskeln und Tracheen (*Hydrophilus piceus*).

Als Flügelmuskulatur dienen die Thoracalmuskeln. Diese zum Teil longitudinal, zum Teil dorsoventral, verlaufenden Muskeln bestehen aus kräftigen Myen, deren Fibrillen sich äusserst regelmässig in Säulchen von rundem Querschnitt anordnen (Fig 437). Das Sarc verteilt sich durch den ganzen Myonquerschnitt; jedes Säulchen ist von einem Körnermantel eingehüllt, auch bemerkt man intercolumnär Kerne, wenngleich sie vorwiegend am Myolemm verteilt sind. Die Fibrillen zeichnen sich durch reiche Querstreifung aus, die durch das Auftreten von Nebenstreifen (N) charakterisiert ist und als Querstreifung zweiten Grades (Fig. 438) bezeichnet wird. Zu

den drei bei *Branchipus* ausführlich geschilderten Stadien einer Funktionsphase kommt hier noch ein viertes, das als erstes Kontraktionsstadium zu bezeichnen ist.

Das Uebergangsstadium lässt scharf fünf anisotrope Querstreifen unterscheiden. Dabei wird abgesehen von Z (Zwischenstreifen), dessen Bedeutung in der Bildung der Quermembranen liegt (siehe die Befunde über die Fibrillenentwicklung bei der Salamanderlarve) und welches immer vorhanden ist, während die echten Querstreifen während einer Funktionsphase auftreten und verschwinden. Z ist schwach anisotrop, verhält sich aber färberisch abweichend von A (gesamte Querstreifung). Es färbt sich bei kombinirter Hämatoxylin-Eosinfärbung mit Hämatoxylin, während A das Eosin annimmt.

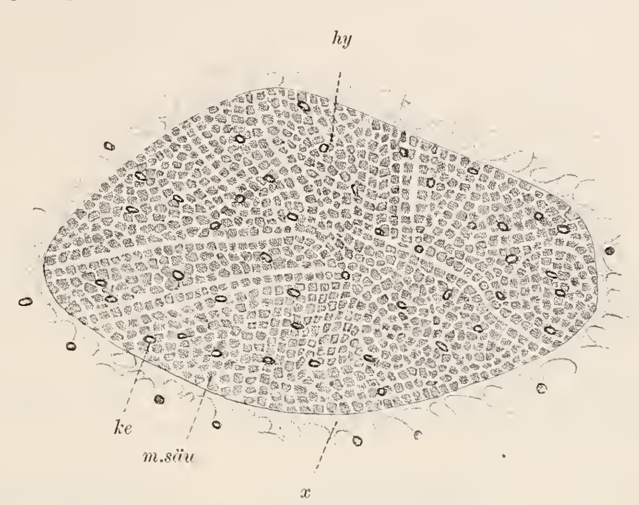


Fig. 437. *Lucanus cervus*, Querschnitt einer Muskelfaser. Nach KÖLLIKER. *m.säu* Muskelsäulchen, *ke* Kern, *hy* Hyalom (COHNHEIM'sche Felderung), *x* ansetzende Fettzellen der Umgebung.

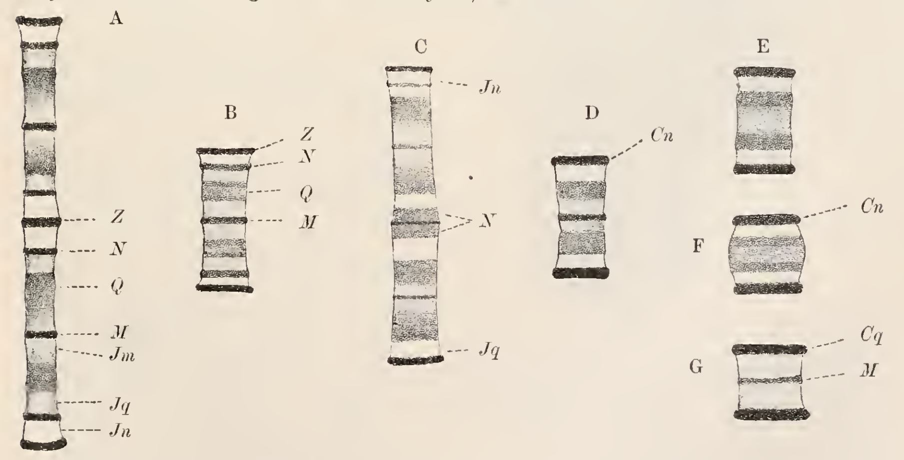


Fig. 438. *Hydrophilus piceus*, Fibrillensäulchen der Flügelmuskulatur. A Erschlaffungsstadium, B Uebergangsstadium, C, D, E, F erstes Kontraktionsstadium, G zweites Kontraktionsstadium. *Z* Zwischenstreifen, *N*, *Q*, *M*, *Cn*, *Cq* anisotrope, *Jn*, *Jq*, *Jm* isotrope Querstreifen.

A gliedert sich in M, QQ und NN. M und QQ sind durch die meist unscharf begrenzten hellen Mittelstreifen (Jmm) getrennt. Zwischen Q und Z liegt ein schmaler anisotroper Streifen, der als Neben-

streifen oder N bezeichnet wird. Durch ihn wird J in Jq und Jn (E bei Rollett) zerlegt. Er zeigt alle Charaktere von Q, nur etwas weniger kräftig ausgeprägt.

Das erste Kontraktionsstadium ist charakterisiert durch den Mangel an N. Es entwickelt sich aus dem Uebergangsstadium durch Verschiebung von N nach Z, an dessen Stelle Cn, der erste Kontraktionsstreifen, sichtbar wird. Jn verschwindet zugleich. M verhält sich verschieden. An sehr stark kontrahirten Segmenten dieses Stadiums liegen beide Q einander genähert und von M ist nichts zu erkennen; gewöhnlich tritt es aber deutlich hervor und beide Q liegen dann weit von einander entfernt.

Das zweite Kontraktionsstadium zeigt auch Q nach Z verlagert und dadurch den zweiten Kontraktionsstreifen Cq gebildet. Cq entspricht dem C der Querstreifung ersten Grades. M ist wohl immer zu unterscheiden; Jm hat sich beträchtlich ausgedehnt, indessen schwankt dessen Länge je nach der Stärke der Kontraktion. Es ist von schwach anisotroper Beschaffenheit.

Das Erschlaffungsstadium ergiebt sich bei Dehnung der Fibrille durch Verlängerung von M zum Hauptstreifen (H). Ob dieser völlig einheitlich ist, wie bei der Querstreifung ersten Grades, bleibt

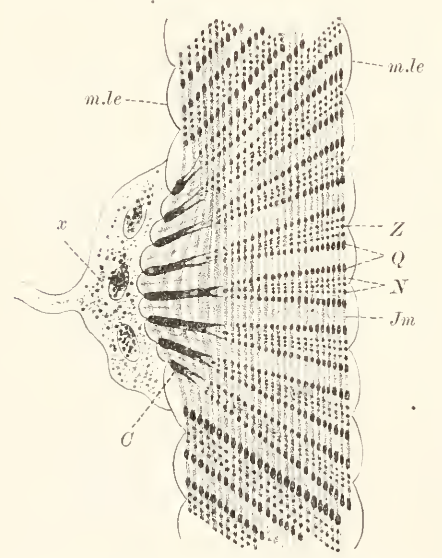


Fig. 439. *Cassida equestris*, seitliche Kontraktionswelle einer Muskelfaser, an der Zutrittsstelle der Nervenfaser (*x* Doyère'scher Hügel). Nach Rollett. *m.le* Myolemm, *Z* Zwischenstreifen, *Q*, *N*, *C* anisotrope, *Jm* isotrope Querstreifen.

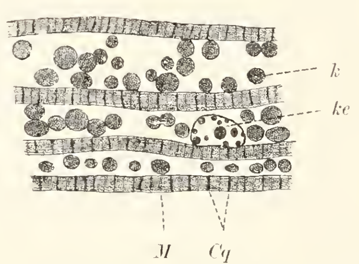


Fig. 440. *Hydrophilus piceus*, Flügelmuskulatur. *k* Myochondren, *ke* Muskelkern, *M*, *Cq* anisotrope Querstreifen.

fraglich; gewöhnlich sind M, Q und N andeutungsweise zu unterscheiden. — Vergleiche hierzu auch Fig. 439.

Das Verständnis der Bilder wird, wie bei *Branchipus*, durch die verschieden intensive Kontraktion während der einzelnen Stadien erschwert. Die Unterschiede sind an den relativ langen Segmenten sehr beträchtliche. Man sieht an den Figuren 438 und 439, dass die Kontraktion eines Säulchens in gewissem Grade unabhängig von der Querstreifung ist; die verschiedenen Teile der Segmente kontrahieren sich oft ungleichmässig. Siehe genaueres über den Kontraktionsvorgang im allg. Teil, Cytologie, Muskelzelle und Zelle.

Die zwischen den Muskelsäulchen gelegenen Körner (Fig. 440) sind von verschiedener, aber immer ansehnlicher Grösse. Sie besitzen

fettigen Glanz und schwärzen sich mit Eisenhämatoxylin. Je grösser sie sind, um so stärker werden sie in ihrer Form durch die angrenzenden Segmente beeinflusst; auch erweisen sie sich dann als Bläschen mit nur schwach färbbarem Inhalte. Ohne Zweifel repräsentieren sie Nährstoffe und sind daher als Trophochondren, speziell Myochondren, zu bezeichnen.

Tracheen. Zu den Flügelmuskeln wie auch zu allen anderen Muskeln und sämtlichen übrigen Organen (siehe z. B. bei Malpighischen Gefässen) treten reichlich Tracheen heran, deren Bau bei dieser Gelegenheit besprochen werden soll. Die Tracheen stellen reich verzweigte, lufthaltige Gänge (gewöhnlich Röhren genannt) von kreisrundem Querschnitt vor, deren Hauptstämme an den Stigmentaschen ihren Ursprung nehmen. Sie bestehen aus einem platten Epithel mit umfangreichen, flächenhaft entwickelten, Zellen (Gang- oder Matrixzellen), denen gleichfalls platte Kerne eingelagert sind und welche in der Umgebung des Lumens eine strukturlose chitinige Limitans (Intima) tragen, welche regelmässig spiral gefaltet ist. Die Falten umgreifen das ganze Ganglumen in dichter Anordnung und sind manchmal ziemlich flach, meist aber kräftig vorgebuchtet und werden nirgends vermisst. Sie gabeln sich gelegentlich in zwei oder drei parallel verlaufende Falten und verstreichen nach verschieden langem Verlaufe. Die Falten werden als Spiralfaser bezeichnet; eine faserartige Verdickung der Intima existiert aber nicht, es kann also nur von einer Spiralfalte geredet werden. Genaue Untersuchung zeigt folgendes. Zu unterscheiden sind die Furchen, welche eine Falte begleiten, ferner die steil aufsteigenden Faltenwände und die flache Faltendecke, deren Breite im Durchschnitt der einer Furche entspricht. An geschwärztem Materiale treten entweder die Wände als schwarze Striche, die parallel nebeneinander verlaufen, oder die Faltendecken als schwarze Streifen scharf hervor, während die Furchen immer mässig dunkel erscheinen. Beide Befunde können Fasern vortäuschen, die aber im ersteren Falle den Wänden, im zweiten Falle den Decken, entsprechen würden; der Vergleich legt nahe, dass die Schwärzung in beiden Fällen nicht einer faserartigen Verdickung der Intima entspricht, wenngleich auch die Falten sich strukturell etwas abweichend von den Furchen verhalten, vor allem fester sind, wie sich daraus ergiebt, dass bei gewaltsamer Dehnung der Trachee die Intima längs der Falten, und zwar in den Furchen, zerreisst, sich gewissermassen in eine Spiralfaser aufrollt.

Auch die feinsten Tracheenäste, welche die Organe innig umspinnen und in reicher Verteilung an die einzelnen Fasern der Flügelmuskulatur herantreten, sind vom gleichen Bau wie die grösseren Stämme; die Endabschnitte erweisen sich jedoch abweichend struiert. Jedes Gangende teilt sich unter rascher, vielfacher Aufzweigung in feinste Endkapillaren; an der Teilungsstelle endet die Spiralfalte, alle Kapillaren entbehren also derselben. Am konservierten Materiale sind die Kapillaren am besten mit der Golgi-Methode nachweisbar (Cajal); im übrigen empfiehlt sich die Untersuchung des lebenden Gewebes, die bei *Hydrophilus* leicht gelingt. Gemäss den Befunden an anderen Organen (siehe Darm und Malpighi'sche Kanäle) dürfen wir annehmen, dass auch an den Tracheen der Muskulatur der Beginn der Endverzweigungen durch das Auftreten von umfangreichen Endzellen (Fig. 441) charakterisiert ist, deren Kerne bis jetzt allerdings noch

nicht dargestellt wurden. Die Endzellen verzweigen sich vielfach und umschliessen in den Fortsätzen die Kapillaren, die auch von einer zarten Intima, jedoch ohne Spiralfalte, ausgekleidet sind.

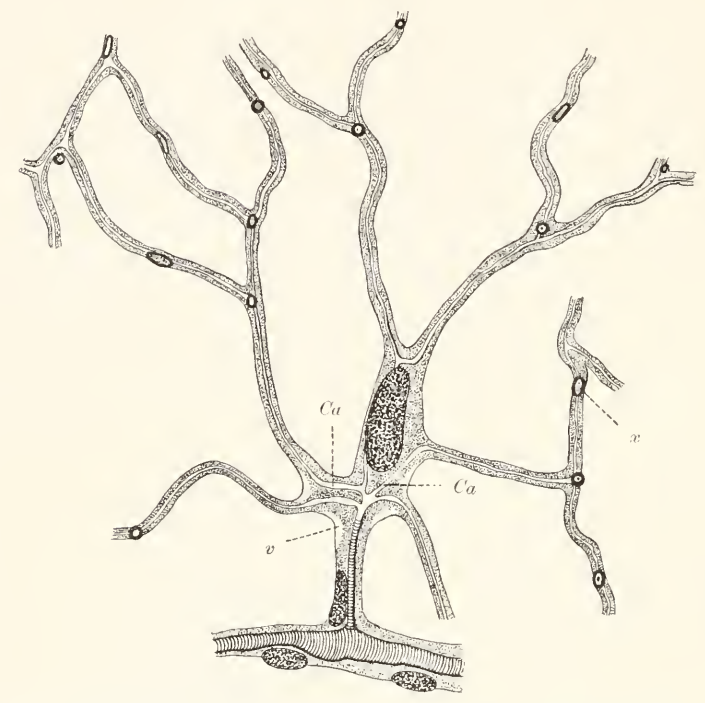
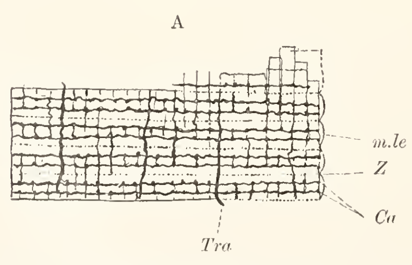


Fig. 441. *Phalera bucephala*, Tracheenendzelle an Spinndrüse. Nach HOLMGREN. *Ca* Endkapillaren, *v* durch Schrumpfung (?) entstandene Lücken, *x* fragliche Körner (Kerne nach HOLMGREN).

Während also in den Tracheengängen das Lumen ein intercelluläres ist, ist es in den Endzellen ein intracelluläres.

Die zarten Kapillaren anastomosieren untereinander und mit den Zweigen anderer Endzellen (CAJAL). Derart entstehen Kapillargeflechte (Fig. 442) von oft regelmässiger Ausbildung. An den



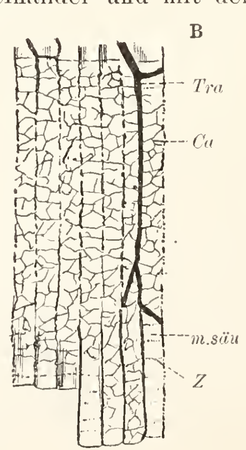


Fig. 442. Endverästelungen der Tracheen an Muskelfasern. Nach CAJAL. *Tra* Tracheen, *Ca* Endkapillaren, *m.säu* Muskelsäulchen, *m.le* Myolemm, *Z* Zwischenstreifen.

Muskelfasern von *Hydrophilus* finden sich quer geordnete Geflechte, deren je eins auf ein Muskelfach kommt und sich zwischen den Säulchen in der Höhe des anisotropen Mittelstreifens (M) ausbreitet. Die einzelnen Quergeflechte stehen wieder untereinander in Zusammenhang. An manchen anderen Muskelfasern, z. B. von *Acridium* (Cajal), ist die Anordnung der Endgeflechte keine gleich regelmässig transversale (B der Figur). Wieder bei vielen anderen Fasern, z. B. bei der Extremitätenmuskulatur, finden sich zwei Quergeflechte in jedem Segment, welche den typischen Querstreifen (Q) entsprechen (A der Figur).

Ein peritonealer Ueberzug der Tracheen gegen die Leibeshöhle hin fehlt ebenso wie an allen anderen Organen.

Weiteres über Tracheen siehe bei Malpighi'schen Kanälen.

Malpighi'sche Kanäle (*Periplaneta orientalis*).

Die Malpighi'schen Kanäle (gewöhnlich Gefässe genannt) sind dünne Schläuche, welche als Ausstülpungen des Enddarmes entstehen und an der Grenze desselben zum Mitteldarm in das Darmrohr einmünden. Sie sind in grosser Zahl vorhanden und nehmen vom blinden Ende gegen die Einmündungsstelle hin wenig an Dicke zu. Man unterscheidet an ihnen das innere Epithel (Fig. 443) und aussen zarte platte Muskelfasern in lockerer Verteilung und wenig regelmässig longitudinaler Anordnung. Eine geschlossene Grenzlamelle fehlt vollständig. Tracheengänge in grosser Zahl und Nervenäste legen sich aussen an das Epithel an. Ihrer Funktion nach sind die Malpighi'schen Kanäle secernierende Exkretionsorgane, die einen Ersatz für die mangelnden Nieren bilden.

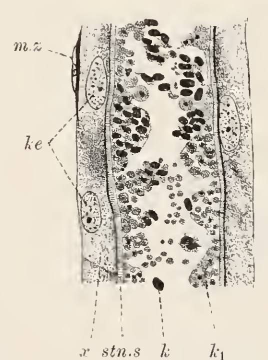


Fig. 443. *Periplaneta orientalis*, Längsschnitt durch ein Malpighi'sches Gefäss. *ke* Kerne, *x* Zellgrenze, *stn.s* Stäbchensaum, *k* grosse Körner, k_1 Gruppen kleinerer Körner, *m.z* Muskelzelle mit Faser.

Das Epithel ist niedrig und besteht aus ziemlich umfangreichen Zellen, deren nur wenige, etwa sechs, auf einen Kanalquerschnitt kommen. Zwischen den Zellen finden sich distal Schlussleisten; Intercellularräume sind nicht vorhanden; die Zellen schliessen mit deutlicher zarter Membran dicht aneinander. Distal tragen die Zellen einen Stäbchensaum, der teilweis immer nachweisbar ist (siehe unten). Das Sarc ist undeutlich längsfädig struiert; am besten erkennt man die Fäden basal, wo sie jedoch nie den Charakter von Sekretfibrillen annehmen. Die Sekretkörner sind zwischen den Fäden, gewöhnlich in grosser Zahl, gelegen; sie erreichen nie besonders auffallende Grösse und scheinen vor ihrer Entleerung durch den Stäbchensaum immer in eine feine Granulation zu zerfallen; wenigstens ist der Saum immer frei von grösseren Körnchen. Man trifft in der Zelle gewöhnlich zweierlei Körner, von denen die einen dunkle Eigenfärbung besitzen, die anderen sich mit Eosin färben. Die letzteren stellen wohl nur Vorstufen der ersteren vor. Oft sind die Zellen reich an Flüssigkeit, die helle Kanälchen mit spärlichen Granulationen zwischen den Fäden bildet. Die Körner treten zuerst basal auf und nehmen später den distalen Bereich ein. Dieses Fortschreiten der Sekretion lässt sich

am besten durch Injektion von Indigocarmin in die Leibeshöhle feststellen. Das Indigcarmin tritt zuerst in den basalen Zellteilen als Indigoweiss auf und erscheint dann an der Oberfläche des Stäbchensaums als Indigoblau. Entsprechend diesem färberischen Befunde ist die Reaktion der Zellen eine alkalische; die Malpighi'schen Röhren gleichen daher funktionell den Nierenkanälen der Crustaceen (Indigoniere), wenngleich die gebildeten Exkrete verschiedener Art sind.

Mit der Ausstossung des Sekretes ist in manchen Fällen (ob immer?) die Bildung von Exkrethügeln verbunden, die in der Mitte der Endfläche auftreten und, wie es scheint, vom Sarc und zugleich vom Stäbchensaum, der sich nur seitlich erhält, gebildet werden. Die Hügel werden als Exkretbläschen abgestossen. Da das Aussehen der Zellen schwankt, insofern als manche secernierende, stark angeschwollene, Zellen ein helles, von Flüssigkeit durchtränktes, Sarc aufweisen, so kann angenommen werden, dass ein und dieselbe Zelle verschiedene Exkretprodukte zu liefern imstande ist, womit auch die Mannigfaltigkeit der im Lumen nachweisbaren Exkretstoffe in Einklang steht.

Der Inhalt des Röhrenlumens unterscheidet sich morphologisch wesentlich vom Inhalt der Zellen. Es wurden festgestellt: Körner von harnsaurem Natron und harnsaurem Ammoniak, von oxalsaurem Kalk und blasse Leucinkugeln. Das durch den Stäbchensaum austretende helle und feinkörnige Sekret bildet rundliche Klumpen an den Zellen, in denen grosse Körner auftreten, die sich zum Teil intensiv mit Hämatoxylin färben. Man trifft ellipsoide Bläschen, die im Innern einen dicken dunkel gefärbten, die Bläschen fast erfüllenden, Sekretstab enthalten.

Die Kerne sind je nach der Zellform flach ellipsoid oder von ovalem Querschnitt und liegen der Oberfläche näher als der Basalfläche. Sie enthalten reichlich feinkörniges Nucleom in dichter Verteilung und einen mittleren grossen Nucleolus.

Die dem Epithel aussen anliegenden Längsmuskelfasern sind zarte quergestreifte Bänder, die sich verästeln und unter einander anastomosieren. Sie zeigen den typischen Bau; die Kerne liegen gegen das Cölom hin zwischen den Fibrillen und dem Myolemm.

Besonders günstig sind am lebenden Materiale (*Hydrophilus piceus*) die Endzellen der Tracheen mit ihren intracellulären Kapillaren zu beobachten. Die feinen Endäste der Tracheengänge treten an die Kanäle heran und lösen sich hier plötzlich, nach Verlust der Spiralfalte, in sehr zarte Kapillaren auf, die sich nur in der Nähe des Ursprungs noch dichotom teilen, im übrigen auf lange Strecken hin, unter Wahrung des gegebenen Durchmessers, gewunden verlaufen und, wie es scheint, sämtlich blind geschlossen enden. Anastomosen mit Kapillaren derselben und anderer Zellen (Endnetze) waren nicht festzustellen. Eine Täuschung war um so mehr ausgeschlossen, als auch die nicht mit Luft erfüllten Kapillaren verfolgt werden konnten und gleichfalls im hellen Sarc frei endeten. Damit sollen jedoch die anderorts beobachteten Zusammenhänge nicht bestritten werden. Der Kern der Endzelle, sowie deren Form, ist am lebenden Materiale nicht festzustellen. An Präparaten lässt sich ermitteln, dass die Fortsätze zumeist flächenhaft entwickelt sind, so dass die Angaben über das Vorkommen einer Grenzlamelle an den Malpighi'schen Kanälen auf Verwechslung mit den Fortsätzen der Endzellen zurückzuführen sein dürften. Zwischen die Nierenzellen scheinen die Kapillaren nirgends einzudringen, noch viel weniger in die Zellen selbst.

Fettkörper (Corpus adiposum) (*Periplaneta orientalis*).

Der Fettkörper[1]) bildet ein reich entwickeltes, grosszelliges Gewebe, dessen Elemente in verzweigten, netzigen Strängen oder durchbrochenen Lappen angeordnet sind und sich vor allem im Abdomen massenhaft anhäufen. Der Anlage nach leitet er sich vom Mesoderm der Imaginalscheiben, nach verschiedenen Autoren direkt vom Ektoderm, ab und steht auch zu den Blutbildungsherden in Beziehung. Man unterscheidet an einem Strang oder Lappen eine Aussenschicht von Fettzellen und innerhalb derselben Ansammlungen von Bakteroidenzellen, die oft in einer Reihe angeordnet oder reichlicher angehäuft sind oder auch ganz fehlen. Zwischen die Fettzellen und Bakteroidenzellen schieben sich in wechselnder Zahl Exkretzellen ein. Die zuerst von Blochmann genauer beschriebenen Bakteroidenzellen zeigen abgerundete, ellipsoide Form, die nur wenig durch die Nachbarelemente beeinflusst wird, während die Fettzellen nach Art eines Epithels sich anordnen, aussen und seitlich gerade begrenzt sind, dagegen mit konvexem Ende gegen das Stranginnere vorspringen. Die Exkretzellen füllen die Lücken zwischen beiden anderen Zellarten aus. Sie sind an Material, das in Säuren (z. B. Perenyi'scher Flüssigkeit) konserviert wurde, frei von Exkretstoffen, die aus harnsaurem Natron bestehen; man trifft die Konkremente jedoch am Sublimatmaterial an. Um das Fett der Fettzellen zu konservieren, ist Flemming'sche Flüssigkeit anzuwenden.

Die Exkretzellen ähneln den Fettzellen in Hinsicht auf die Struktur des Gerüsts, sind aber meist minder ansehnlich und besitzen einen kleineren Kern. In den Fettzellen bildet das Gerüst ausser einer zarten Membran ein lockeres Maschenwerk, in dessen kreisrunden Lücken intra vitam die Fettkörner und -tropfen liegen. Ausserdem finden sich färbbare Granulationen, die wohl als Vorstufen der Fettkörner aufzufassen sind. In Hinsicht auf den Fettgehalt repräsentiert der Fettkörper ein Speicherorgan von Reservenahrungsstoffen; in Hinsicht auf den Gehalt an harnsauren Konkrementen, deren Menge mit steigendem Alter zunimmt und an deren Bildung sich später auch die ihres Fettes beraubten Fettzellen beteiligen, repräsentiert er eine Speicherniere. Die Kerne enthalten ein dichtes Nucleom und einen Nucleolus, in dessen Innern abweichend färbbares Paranucleom leicht zu unterscheiden ist. Erwähnt sei noch, dass die Exkretzellen intra vitam weder durch Ammoniakcarmin noch durch Indigocarmin gefärbt werden.

Das helle Sarc der Bakteroidenzellen ist ganz durchsetzt von schwach S förmig gekrümmten, bakterienartigen Gebilden von 6—8 μ Länge, an denen eine dunkel färbbare Rinde und eine helle Achse zu unterscheiden ist. Nach Blochmann ist ihr färberisches Verhalten völlig dem von Bakterien entsprechend; auch finden sich Teilungsstadien, doch gelang es bis jetzt nicht, sie in Reinkulturen zu züchten. Die Rinde färbt sich an beiden Stäbchenenden besonders intensiv; die helle Achse wird gelegentlich durch einspringende Scheidewände gekammert. Falls die Bakteroiden sich nicht als Bakterien erweisen sollten, würden sie sehr bemerkenswerte Chondren noch unbekannter Funktion repräsentieren, deren Vermehrung ein weiterer Beweis (siehe im allg. Teil, Cytologie, Zelle, Allgemeines) für die individuelle organisierte Natur aller Chondren wäre (siehe auch

[1]) Siehe die Figur im Nachtrag.

bei *Lumbricus* über die Bakteroiden in den Bindezellen). Die Bakteroiden kommen auch in Eiern, in Follikelzellen, im Darmepithel und in Spinndrüsen mancher Insekten vor; überall bleibt ihre Bedeutung fraglich.

An die Fettkörperstränge treten reichlich Tracheengänge heran, deren intracelluläre Endkapillaren wohl immer zwischen den Fettkörperzellen liegen und nicht in dieselben eindringen.

Vereinzelt kommen im Fettkörper auch die von Wielowiejski benannten Oenocyten (Xantocyten) vor, deren Sarc sich durch weingelbe Färbung intra vitam auszeichnet. Die Färbung ergiebt sich aus der Anwesenheit kleiner unregelmässiger gelber oder roter Körnchen. Die funktionelle Bedeutung dieser Zellen ist unbekannt; gegen injicierte Stoffe verhalten sie sich ablehnend.

XIII. Mollusca. A. Amphineura.

Chiton siculus.

Uebersicht.

Wir betrachten den Querschnitt (Fig. 444) durch die vordere Körperregion, etwa an der Grenze des ersten und zweiten Körperdrittels, welcher Genitalhöhle, Magen, Leberschläuche und Mitteldarm trifft. Die Gestalt des Schnittes ist eine sehr komplizierte. Sie gleicht im allgemeinen der eines flachen gleichschenkligen Dreiecks, mit breit ausgedehnter Basalfläche, spitzen Seitenwinkeln und stumpfem Rückenwinkel. Sowohl die Rücken- wie die Bauchfläche ist der Länge nach gegliedert, erstere auch der Quere nach. Der Länge nach unterscheiden wir dorsal und ventral den breiten mittleren Rumpf und beiderseits davon, etwa von ein Drittel der Rumpfbreite, den Gürtel, der um das ganze Tier herumläuft und als ein Träger von Stacheln den Parapodien der Polychäten verglichen werden kann. Während er sich dorsal nur durch eine sanfte Einbuchtung von der steiler ansteigenden Rumpffläche abgrenzt, wird er ventral, wo er zudem etwas breiter ist, vom Rumpfe durch eine tief und schräg medialwärts eindringende Furche gesondert. In dieser, als Kiemenhöhle bezeichneten, Furche liegen in segmentaler Folge dreiundzwanzig Paar Kiemen, welche vom Boden der Höhle entspringen und fast bis zur Höhlenmündung vorragen. Die mittlere ventrale Fläche bildet die Kriechfläche des Fusses.

Durch diese äussere Längsgliederung, sowie durch die innere Organanordnung, zerfällt der Querschnitt in vier Bezirke. Medioventral liegt der Fuss, an dem wir äusserlich die ventrale Kriechfläche, scharfe seitliche Kanten und schräg medialwärts aufsteigende Seitenflächen, die medialen Flächen der Kiemenhöhle, unterscheiden; seiner inneren Struktur nach charakterisiert sich der Fuss durch mächtige Entwicklung von Muskeln als Bewegungsorgan des Tieres. Ueber ihm, breiter ausgedehnt, liegt der Eingeweidesack, dessen Rückenfläche die Schale trägt, während von der schmalen ventralen, zur Kiemenhöhle gehörigen, Fläche die Kiemen herabhängen. Im Innern

finden sich der reich entwickelte Darm, die Geschlechtsorgane und Nieren, dagegen nur wenig Muskulatur. Beiderseits an den Eingeweidesack setzt sich der Gürtel an, dessen Bedeutung in der Produktion von Stacheln zu suchen ist und der vorwiegend Muskulatur enthält.

Während äusserlich Eingeweidesack und Gürtel auf der dorsalen Seite kaum von einander gesondert erscheinen, wird die Sonderung eine

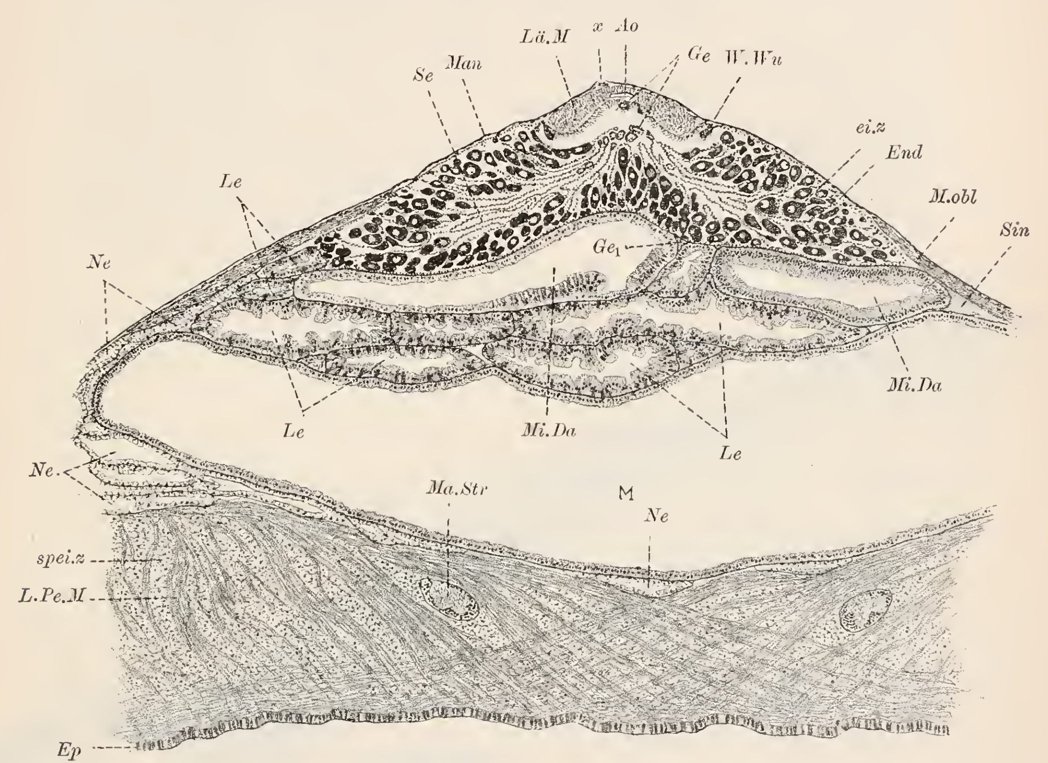


Fig. 444. *Chiton siculus*, Querschnitt des Rumpfes, ohne Schale. *Ep* Fussepiderm, *Man* Mantelepiderm, *Pe.Stm* Pedalstamm, *Lä.M* dorsomedialer Schalenmuskel, *M.obl* schräger Schalenmuskel, *L.Pe M* Lateropedalmuskel, *M* Magen, *Mi.Da* Mitteldarm, *Le* Leber, *Ne* Nephridium, *ei.z* Eizellen, *End* Endothel und *Se* Septen des Gonocöls, *W.Wu* Wimperwulst desselben, *Ao* Aorta, *Ge* Genitalarterien, *Ge*$_1$ Darmarterie, *Sin* Blutsinus, *spei.z* Speicherzellen, *x* Ansatzstelle eines Aestheten am Mantel.

scharfe, wenn man die innere Epidermgrenze verfolgt. Ueber dem Eingeweidesack ist die dicke Schale entwickelt, während der Gürtel nur von einer weit schwächeren, immerhin auch sehr ansehnlichen, Cuticula, in welche die Stacheln eingebettet sind, überzogen wird. An der Grenze von Schale und Cuticula ist erstere am dicksten, so dass der Körper hier eine tiefe Einbuchtung erfährt und die Seitenfläche der Schale an eine steil aufsteigende Grenzfläche des Gürtels anstösst. Diese als Mantelkante bezeichnete Grenzfläche gliedert sich in einen unteren taschenartigen Teil (Kantentasche), in das medialwärts darüber vorspringende, scharf endende, Gesims und in einen oberen, aufsteigenden Teil von geringer Höhe (Kantenstirn). Mit gleichfalls scharfem Rande (Kantenrand) stossen Kante und dorsale Gürtelfläche aneinander.

Der Querschnitt wird vom verschiedenartig ausgebildeten Epiderm überzogen. Auf der dorsalen Fläche des Eingeweidesackes, sowie auf beiden Gürtelflächen, trägt es Skeletelemente, während Fuss und Kiemenhöhle davon frei bleiben. Man bezeichnet das skeletbildende Epiderm als Mantel. Es ist als niedriges einschichtiges Epithel ausgebildet, das sich aber lokal in Papillen von verschiedener Höhe auszieht. Vom Mantel des Eingeweidesackes wird die Schale gebildet. Sie gliedert sich in der Längsrichtung des Tieres in acht einzelne Schalenstücke oder Schalensegmente, deren hinterer Rand dachziegelartig leicht über den vorderen jedes folgenden Stückes übergreift. Derart ergiebt sich auch eine äussere Quergliederung der Rückenfläche des Rumpfes. Die Schalenstücke, die im wesentlichen bei Flächenbetrachtung Parallelogrammform zeigen, folgen dicht aufeinander, nur durch schmale muskulöse Gewebsbrücken getrennt. Jedes Stück (Fig. 445) besteht seiner Dicke nach aus zwei unscharf getrennten

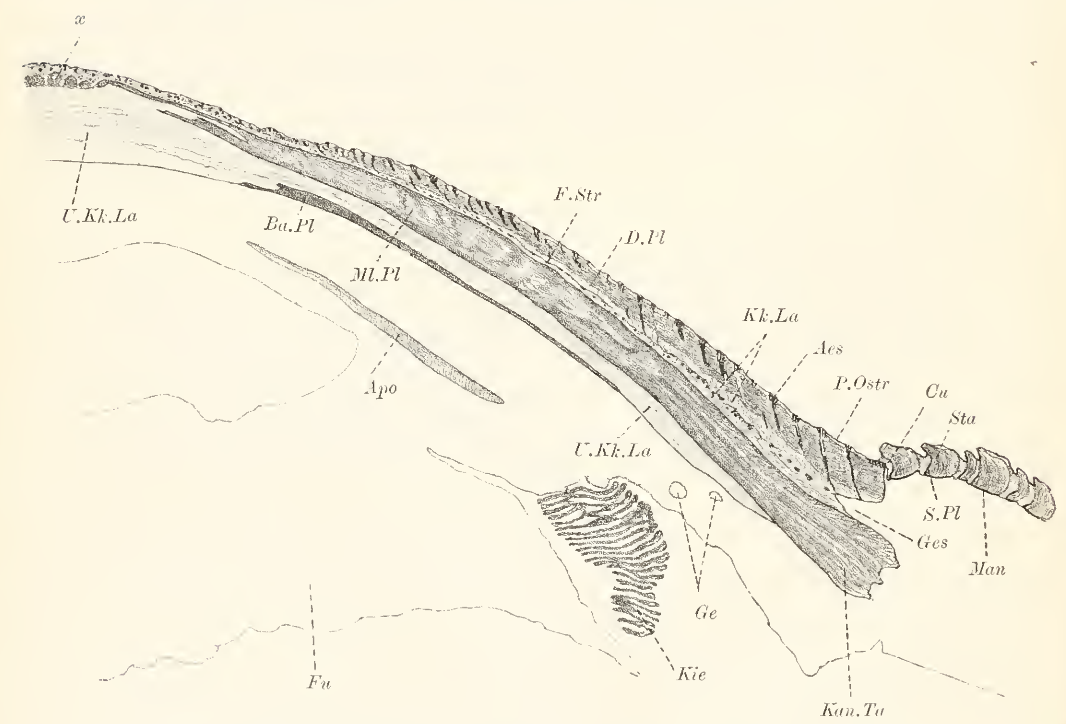


Fig. 445. *Chiton siculus*, Uebersicht über die Schale. *Fu* Fuss, *Kie* Kieme, *Ge* Gefässe, *Man* Mantelepithel des Gürtels, *Cu* Cuticula, *Sta* Stachel, *S.Pl* Seitenplatte desselben, *Ges* Gesims, *Kan.Ta* Kantentasche, *P.Ostr* Periostracum, *D.Pl* Deckplatte des Tegmentums, *Kk.La* obere und mittlere Kalklage, *F.Str* Faserstrangschicht, *Aes* Aestheten, *Ml.Pl* Mittelplatte (bei *x* durch Aestheten unterbrochen), *U.Kk.La* untere Kalklage, *Ba.Pl* Basalplatte, *Apo* Apophyse des Articulamentums.

Hauptlagen: einer oberen, dem Tegmentum, und einer unteren, dem Artikulamentum. An der Grenzfläche beider befindet sich eine Schicht von Fasersträngen (Faserstrangschicht), welche vom Gesims ausgehen und nach verschieden langem Verlaufe in die Aestheten umbiegen, die das Tegmentum durchsetzen (siehe unten).

Den Umrissen nach stimmt das Tegmentum nicht völlig mit dem Artikulamentum überein. Letzteres springt mit seinen seitlichen Partien gegen vorn zu noch weiter unter das vorausgehende Schalenstück vor als Ersteres (Apophysen des Artikulamentum). Man trifft die Apophysen an entsprechenden Querschnitten jederseits in einer flachen Epitheltasche, die sich gegen vorn zu in den muskulösen Gewebsstreifen, der die Segmente trennt, einsenkt. Ferner ragt das Artikulamentum seitwärts über das Tegmentum vor, da es sich in die Kantentasche einsenkt, während das Tegmentum an der Kantenstirn endet.

Das Tegmentum besteht aus drei Lagen. Zu äusserst findet sich eine sehr dünne chitinige Schicht (Periostracum THIELE), die eine typische Cuticularbildung vorstellt. Sie schützt die tiefer gelegenen Kalkteile vor dem corrossiven Einfluss des Meerwassers. Unter ihr liegt eine dicke fasrige Lage (Deckplatte), in welcher Kalksalze nur spärlich eingelagert sind; darunter folgt eine dünne kalkreiche Lage, welche an die Faserstränge und in den Lücken zwischen diesen auch an das Artikulamentum angrenzt; sie sei obere Kalklage genannt. Beide letztere Lagen werden von den Aestheten durchsetzt; sie nehmen von der Schalenmitte her, die als Kiel zu bezeichnen ist, gegen die Mantelkante hin an Dicke zu. Die Deckplatte stösst an die Stirn, die obere Kalklage an die obere Gesimsfläche.

Das Artikulamentum zeigt vier Lagen: die mittlere und untere Kalklage, zwischen beiden die fasrige Mittelplatte und unter der unteren Kalklage im mittleren Seitenbereich des Eingeweidesackes die fasrige Basalplatte. Die mittlere Kalklage stösst mit der Oberfläche an die Faserstrangschicht und das Tegmentum, seitwärts an die untere Fläche des Gesimses. Sie nimmt, gleich der Mittelplatte, die seitwärts in die Kantentasche sich einsenkt, gegen die Kante hin an Dicke zu. Umgekehrt ist die untere Kalklage, die bis auf den von der Basalplatte eingenommenen Raum dem Mantel direkt aufsitzt, am Kiel weit mächtiger als seitwärts, wo sie scharf ausläuft. Die Basalplatte ist niedrig. Die mächtige Entwicklung der Kalklagen im Bereich des Schalenkiels am Artikulamentum lässt dieses im ganzen weit kalkreicher erscheinen als das Tegmentum; doch werden die Faserplatten in erster Linie von organischen Strukturen gebildet. Genaueres über Bau und Entstehung der Schale siehe bei der speziellen Besprechung.

Es bleiben noch die Aestheten als spezifische Einlagerungen des Tegmentums. Es sind schlauchartige Gebilde, welche in schräger, medialwärts ansteigender, Richtung das Tegmentum durchsetzen, sich an der Basis in einen Faserstrang ausziehen und distal kandelaberartig in Zweige teilen, unter denen ein kurzer dicker Hauptzweig (Hauptarm) in unmittelbarer Verlängerung des Aestheten liegt, umstellt von dünnen Nebenarmen, die, winklig verlaufend, gleich ihm bis zur Cuticula aufsteigen und hier napfartige chitinige, stark glänzende und gelblich getönte, Kappen (Haupt- und Nebenkappen) tragen. Im Innern der Schläuche liegen grosse kolbige oder cylindrische, mit glänzenden gelben Körnern beladene, Körnerzellen; ausserdem sieht man Fasern, die in die Faserstränge eintreten.

Die Aestheten verteilen sich regelmässig über die ganze Schalenfläche (BLUMRICH), derart dass die Kappen Gruppen bilden, die nur

durch schmale Zwischenräume getrennt sind. Die von den Aestheten ausgehenden Faserstränge verlaufen in überwiegender Menge an der Grenze von Tegmentum und Artikulamentum (Faserschicht) zum Gesims, wobei sie sich vielfach zu dickeren Strängen sammeln. Nur am Schalenkiel und an den sog. Nahtlinien, welche schräg vom Kiel aus zur Mantelkante hinlaufen, durchsetzen die Faserstränge das Artikulamentum und steigen direkt oder in schräger Richtung zum Mantel herab. Wo es der Fall ist, erscheint die Mittelplatte unterbrochen. In den Fasersträngen sieht man die von den Aestheten ausgehenden Fasern, die bis zum Mantel hin verlaufen. Erwähnt sei noch, dass seitlich an der Mantelkante die Aestheten direkt vom Gesims oder von der Stirn entspringen. Ueber ihre Bildung und über die morphologische Bedeutung der Faserstränge siehe bei spezieller Besprechung.

Die am Gürtel gelegene Mantelfläche bildet eine dicke Cuticula, in welcher kalkhaltige Stacheln eingelagert sind. An der ventralen Gürtelfläche sind die Stacheln von cylindrischer Gestalt und liegen in zwei Schichten übereinander flach in der Cuticula, das distale Ende gegen den Gürtelrand wendend. An der dorsalen Fläche sind die Stacheln viel dicker und gleichen breiten Schuppen (Fig. 446), deren distales Ende leicht gegen die Mantelkante hin gekrümmt ist und über die Oberfläche vorspringt, nur von einer dünnen Cuticularschicht überzogen. Zwischen den Schuppen bildet das Epithel Papillen, über die, wie über alle feineren Strukturen des Gürtelskelets, weiter unten berichtet wird.

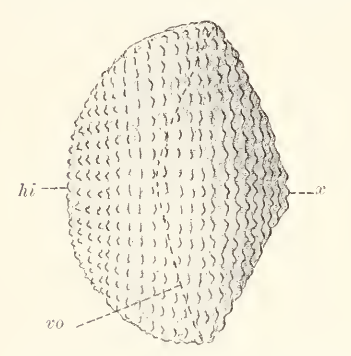


Fig. 446. *Chiton siculus*, Stachel der dorsalen Gürtelfläche, von oben gesehen. *hi* hintere, *vo* vordere basale Kante, *x* distales Ende. Nach Blumrich.

Das Epiderm des Fusses und der Kiemenhöhle ist einschichtig und an den Kiemen mit langen Wimpern ausgestattet. Jede Kieme (Ctenidium) bildet im ganzen einen pyramidalen Zapfen, der aus einer mittleren absteigenden Lamelle und zwei Reihen seitlich ansitzender Kiemenblättchen besteht. Das Epithel der Blättchen und vor allem das der freien vorspringenden Lamellenkanten trägt die Wimpern.

Das Nervensystem besteht aus zwei Paar von Längsstämmen, die ihrer ganzen Länge nach mit Nervenzellen belegt sind (Markstämme) und in profunder Lage, im Füllgewebe, verlaufen. Im Fusse verlaufen, unweit der Grenze zum Eingeweidesacke, in beträchtlicher Entfernung von einander, die zwei Pedalstämme, die durch zahlreiche Kommissuren miteinander verbunden sind und zahlreiche sog. Fussnerven abgeben, die lateral- und medialwärts gegen die Kriechfläche hinziehen und über dieser durch Anastomosen ein reiches Nervennetz bilden. Dicht über der Kiemenhöhle, längs der Ursprungslinie der Kiemen, verlaufen die ebenso starken Visceralstämme, die mit den Pedalstämmen durch Kommissuren verbunden sind und paarige Nerven in die Kiemen, ferner Nerven in den Gürtel, an die Musculi transversi (obere Rückennerven Plate) und an die übrigen Schalenmuskeln (untere Rückennerven Plate) abgeben. Der eine Kiemennerv

begleitet das zuführende, der andere das abführende Kiemengefäss. Nieren, Gonade und Darm werden ebenfalls von besonderen Aesten der Visceralstämme innerviert; am Magen kommen kleine, durch eine Kommissur verbundene, sympathische Ganglien vor.

Vom Enteron sind verschiedene Teile getroffen, die im Eingeweidesack liegen. Zu unterscheiden sind das Enteroderm des Magens, des Dünndarms und der Leberschläuche. Der Magen stellt einen geräumigen Blindsack dar, der sich von der rechten Seite her an der Grenze zum Fusse gegen links hin ausdehnt und dessen oberer Konkavität die Leberschläuche angelagert sind. Die eigentliche Längserstreckung des Magens ist eine sehr geringe, so dass der Dünndarm rasch auf den Schlund (Stomodäum) folgt und letzterer auf den Schnitten, welche den ersteren treffen, zum Teil mit angeschnitten ist. Der Magenblindsack hat im wesentlichen die Funktion eines Sekretreservoirs, doch kommen auch Speisereste in ihm vor (Plate). In den Magen münden eine grössere rechte Leber mit vier Oeffnungen und eine kleinere linke Leber mit einer Oeffnung. An der rechten Leber unterscheidet man vier Lappen von verschiedener Grösse, von denen jeder ein weites, mit Ausbuchtungen (Acini) besetztes, Rohr bildet. An den Schnitten ist diese Ausbildung nicht zu erkennen; man trifft hier über dem Magen verschieden grosse, flach ausgebreitete, Anschnitte der Lappen, gegen deren Inneres vielfach Bindegewebssepten vorspringen, welche die Grenzen der einzelnen Acini bezeichnen. Ueber dem Magen, an der Grenze zum Genitalraum, liegen auch die Anschnitte des vielfach gewundenen Dünndarms, der den Körper mehr als vierfach an Länge übertrifft. — Während das Epithel des Dünndarms Wimpern trägt, ist das des Magens wimperlos und das der Leberlappen rein drüsig ausgebildet.

Das Mesoderm ist mächtig entwickelt und in der Hauptsache von kompakter Beschaffenheit. In der Genitalhöhle ist ein Cölarraum (Gonocöl) entwickelt, zu dem sich im hinteren Drittel des Tieres noch das Pericard (Cardiocöl) gesellt. Ueber die primäre Leibeshöhle siehe unten. Die Mesopleura ist zu eigenartiger starker Ausbildung gelangt, eine Ektopleura dagegen nur lokal erhalten und die Entopleura verschieden entwickelt.

Als Reste einer Ektopleura haben wir die Schalen- und Gürtelmuskeln anzusehen. Die Schalenmuskeln gliedern sich in einen unpaaren dorsomedialen Längsmuskel, zwei neben diesem entwickelte schräge Muskeln, zwei seitliche Längsmuskeln und einen queren Muskel, der intersegmental entwickelt ist. Der dorsomediale Längsmuskel bildet eine gewölbte Platte unter dem Schalenkiel, die seitlich dicker ist als medial. Er entspringt am vorderen Rande jedes Schalensegments zwischen den Apophysen des Artikulamentums und verläuft unter dem vorhergehenden Segment bis zu dessen vorderem Rande. Die schrägen Muskeln (Musc. obliqui) entspringen neben dem medialen Längsmuskel, verlaufen längs der Apophysenränder schräg lateralwärts unter das vorhergehende Segment, wo sie an der Ursprungsstelle der Apophysen desselben enden. Die seitlichen Längsmuskeln entspringen seitlich von der dorsalen Fläche jeder Apophyse und enden, ebenfalls seitlich, an der ventralen Fläche jeder Apophyse des vorangehenden Segments. Die queren Muskeln (Musc. transversi) bilden das intersegmentale Gewebe zwischen zwei Schalensegmenten und zeigen mannigfach geordnete Muskelbündel

von vorwiegend schräger Verlaufsrichtung, worauf hier nicht genauer eingegangen werden kann. In die queren Muskeln sind die Apophysen innerhalb von Epitheltaschen eingesenkt.

Die Gürtelmuskulatur ist auch zur Ectopleura zu rechnen und auf die Ringmuskulatur der Polychaeten zu beziehen. Zu unterscheiden ist vornehmlich der innere Gürtelmuskel, der an der Unterseite jedes Artikulamentums, nahe den Visceralstämmen, in zwei aufeinander folgenden Bündeln ansetzt, längs der äusseren Kiemenhöhlenwand verläuft und neben dieser an der ventralen Gürtelfläche endet. Zwischen den beiden Bündeln, in die er sich dorsal spaltet, kommuniziert die Kiemenvene mit dem Gürtelgewebe. Ein äusserer Gürtelmuskel entspringt von der Kantenstirn und Kantentasche und verläuft, in Bündel aufgelöst, nahe der Dorsalfläche des Gürtels zum Gürtelrande. Viele isolierte Muskelbündel verbinden ferner, in schräger Richtung sich durchkreuzend, die dorsale und ventrale Gürtelfläche; andere Bündel verlaufen in longitudinaler Richtung. Hier sind auch Muskelbündel, die in die Kiemen eindringen, anzuführen.

Die Entopleura ist nur als dünne einschichtige Ringmuskellage an Magen, Dünndarm und an den Leberlappen entwickelt. Vor allem an den Leberlappen sind die Ringfasern von sehr geringer Stärke und nur bei Eisenhämatoxylinschwärzung deutlich wahrzunehmen.

Die enorm entwickelte Mesopleura entspricht der Transversalmuskulatur der Polychäten. Sie durchsetzt den Rumpf in schräger Richtung, indem sie die Kriechfläche des Fusses mit der unteren Fläche der Artikulamenta verbindet (Lateropedalmuskeln). An jedem Schalensegment entspringen rechts und links, medialwärts von den Ansatzstellen der inneren Gürtelmuskeln, zwei Gruppen von umfangreichen Muskelbündeln, von denen die eine vorn, die andere hinten im Segment am Artikulamentum inseriert. Jede Gruppe gliedert sich wiederum in querer Richtung in drei Muskelbündel, in ein laterales, mittleres und mediales. Die Bündel steigen abwärts zum Fuss, breiten sich hier arkadenartig aus und inserieren an der ganzen Kriechfläche, wobei sich die Fasern der rechten und linken Muskeln in der mittleren Fussregion überkreuzen. Das gilt für die Fasern der lateralen Bündel, die in schräger Richtung absteigen; die steiler absteigenden Fasern der medialen Bündel begeben sich zu den Seitenpartien der Kriechfläche, durchflechten sich also mit den lateralen Fasern. Die Fasern des mittleren Bündels haben zunächst einen ziemlich schrägen Verlauf in sagittaler Richtung und strahlen dann wie die andern in den Fuss aus. — Longitudinale Muskeln fehlen im Fusse ganz. Wo Bündel als solche imponiren, handelt es sich um in sagittaler Richtung stark schräg geneigte Partien der Lateropedalmuskeln. In dem Raum zwischen den vorderen und hinteren Bündelgruppen jedes Segments liegen die Aeste der Nierenkanäle.

Eine zarte Muskellage ist auch in der Umgebung der Genitalhöhle entwickelt (Gonopleura). An den Blutgefässen findet sich, mit Ausnahme des hier nicht berücksichtigten Herzens, keine Muskulatur, sondern nur eine bindige Grenzlamelle.

Zwischen dem Muskelgewebe des Fusses und Gürtels findet sich in nicht besonders reicher Entwicklung Bindegewebe, dem im Fusse eine Menge von körnerreichen Lymphzellen (Körner-

zellen) eingelagert sind. Die Schalenmuskeln sind sehr arm an Bindegewebe. Die einzelnen Darmteile (Magen, Dünndarmschlingen, Leberlappen) werden durch Bindegewebszüge, welche die primäre Leibeshöhle (Darmsinus) durchsetzen, zusammengehalten. Lockeres Bindegewebe findet sich in der Umgebung der Nieren, der Nervenstämme, Kiemenarterien und -venen, der Genitalhöhle, und enthält in grosser Menge die schon erwähnten Körnerzellen eingelagert. In unmittelbarer Umgebung aller Organe und unter dem Epiderm bildet das Bindegewebe dichte Grenzlamellen.

Eine primäre Leibeshöhle in Form mehr oder weniger geräumiger Sinus ist im Kopf, im Umkreis des Darms und lokal im Fuss entwickelt. Man unterscheidet einen weiten Kopfsinus, von diesem durch eine Art Zwerchfell getrennt einen minder geräumigen, lokal fast völlig erfüllten, Darmsinus und im Fuss einen medialen und zwei laterale longitudinale Sinus. Die Blutgefässe unterscheiden sich von den Sinus durch bestimmte, bindige Umgrenzung, entbehren aber gleichfalls durchgehends (?) eines Endothels und eigener Muskeln. Letztere kommen in lockerer spongiöser Anordnung nur dem Herzen zu. Von Gefässen sind in der Region des hier besprochenen Querschnittes folgende zu bemerken. Dorsal liegt in medialer Lage, unmittelbar der ventralen Fläche des Schalenlängsmuskels an, die Aorta. Sie kommt von dem rückwärts im Pericard gelegenen Herzen und mündet vorn in den Kopfsinus. Es gehen von ihr ab erstens die Genitalarterien, welche in das Gonocöl, vom ndothel desselben überzogen, eindringen, zweitens intersegmentale Arterien, welche zu den Schalenmuskeln verlaufen. Sie öffnen sich in schmale, spaltartige Lakunen, die ihrerseits wieder mit den Sinus kommunizieren. Zwischen den Eingeweiden verläuft die verästelte Arteria visceralis, die aus dem Kopfsinus entspringt und deren Aeste sich in den Darmsinus öffnen. Das venöse Blut des Kopf- und Darmsinus gelangt vermittelst Lakunen in den Fuss und sammelt sich hier in den drei Pedalsinus an, die durch einen queren Spalt (Sinus transversus) in die Kiemenarterien münden. Die Kiemenarterien verlaufen an der medialen Seite der Visceralstämme und geben zuführende Gefässe in die Kiemen ab, die an der medialen Seite der Mittellamelle absteigen und ihr Blut in die Lakunen der Kiemenblättchen senden. Aus diesen tritt das Blut in abführende Gefässe, die an der lateralen Seite der Lamelle aufsteigen und in die Kiemenvene, welche lateral vom Visceralstamme gelegen ist, einmünden. Die Kiemenvenen senden Gefässe in das Füllgewebe des Gürtels und münden selbst in die Vorhöfe des Herzens. Diesen wird ausserdem direkt venöses Blut aus dem Gürtel und vom Mantel her zugeführt.

Ein mit Endothel ausgekleideter Leibeshöhlenraum, der von den Sinus scharf getrennt ist, ist die Genitalhöhle (Gonocöl), die sich dorsal über dem Darmkomplex findet und beträchtlichen Umfang besitzt. Sie gleicht einem abgeflachten Sacke, der vorn und hinten abgerundet endet und durch paarige, in mittlerer Länge entspringende, Genitalgänge in die Kiemenhöhle jeder Seite, dicht vor den Nephroporen und unter der vorderen Wand des Pericards, ausmündet. Die Innenfläche des Gonocöls wird durch Längsfalten vergrössert, die von Bindegewebe gestützt werden und Blutlakunen enthalten; es treten in sie die erwähnten Genitalarterien ein. Das Cölothel ist in den

weiblichen Genitalhöhlen, soweit es an den dorsalen Schalenmuskel angrenzt, mit langen Wimpern besetzt, die vor allem an zwei seitlichen Längsfalten mächtig entwickelt sind und sich auch auf dem Endothelbelag der Genitalarterien finden. Im übrigen Umfange der weiblichen Höhle und an den Längsfalten sitzen die Eizellen der Grenzlamelle an und werden vom abgeplatteten Endothel follikelartig überkleidet. In den männlichen Genitalhöhlen haften die Spermogennen gleichfalls den hier nicht so mächtig entwickelten Längsfalten an; das Endothel ist allerorts zwischen den Spermogennen bewimpert.

Die Niere findet sich über den Visceralstämmen, dicht an der Seitenwand des Darmsinus und auf dessen ventrale Fläche übergreifend. Sie besteht aus einem longitudinalen Hauptkanal, von dem lateral- und medialwärts blind endende Zweige (Nebenkanäle) abgehen, die sich wieder verzweigen. Die lateralen Aeste steigen neben dem Darmsinus empor, die medialen dringen bis zur Mitte der ventralen Sinusfläche vor. Der Vollständigkeit wegen sei erwähnt, dass sich der Hauptkanal bis ans Hinterende fortsetzt und durch einen kurzen Ast (Ureter) unterhalb des Perikards nach aussen in die Kiemenhöhle mündet (Nephroporus), dicht hinter der Genitalöffnung. Es mündet in ihn ferner der Renoperikardialgang, der sich durch ein Nephrostom in das Perikard öffnet.

Epiderm.

Das Epiderm ist ungemein mannigfaltig entwickelt. Es gliedert sich zunächst in jene den Rücken und Gürtel überziehende Fläche, welche als Mantel bezeichnet wird und die Skeletelemente, Stacheln und Schalenstücke, produziert (siehe darüber in Uebersicht und weiter unten Näheres), ferner in das Epithel der Kriechfläche des Fusses, der Kiemenhöhle und der Kiemen selbst. Zunächst sei das nicht zum Mantel gehörige Epiderm betrachtet.

1. Das nicht zum Mantel gehörige Epiderm.

Kriechfläche des Fusses. An der Kriechfläche sind zwei Arten von Zellen zu unterscheiden: Deckzellen und Schleimzellen. Die Deckzellen sind schlanke, dicht gedrängt stehende, Elemente, deren Kern in verschiedener Höhe liegt und gleichfalls von gestreckter Form ist. Ein kleiner Nucleolus ist leicht zu erkennen. Distal trägt die Zelle eine kräftige Cuticula, die quergestrichelt erscheint, daher wohl von verklebten Fibrillen, also von Fortsetzungen der Zellfäden, gebildet wird. Ganz aussen fällt eine zarte homogene Schicht von besonders starkem Glanze auf. Unter der Cuticula liegt, durch einen hellen Aussensaum getrennt, eine undeutlich körnige Limitans, in deren Höhe intercellulär Schlussleisten hervortreten. Das Sarc ist deutlich längsfädig struiert. Unter den Zellen liegt eine vom Bindegewebe gebildete Grenzlamelle. Helle Intercellularräume sind gelegentlich wahrzunehmen.

Die Schleimzellen liegen euepithelial, nicht, wie bei Mollusken sonst häufig, unter dasselbe versenkt (profundoepithelial). Sie sind flaschenförmig, mit distalem halsartigen Abschnitt, der durch einen engen Porus der Cuticula ausmündet. Der Kern liegt an der reifen Zelle basal und ist zu einem Kugelschalensegment abgeplattet;

innerhalb einer dünnen Theka ist die ganze Zelle erfüllt von grossen, sich intensiv färbenden, Schleimkörnern. Bei der Entleerung rückt der Kern etwas in die Höhe, während zugleich ein schlanker Sarcfuss auftritt. Von der Theka aus, innerhalb welcher nur zarte Gerüstmaschen zu erkennen sind, erfüllt sich die Zelle wieder mit hellen und kleinen Sekretkörnern. Die nicht selten zu beobachtenden Verquellungen des Sekretes stimmen mit den bei *Anadonta* und *Helix* ausführlicher zu schildernden durchaus überein, so dass auf jene Kapitel verwiesen werden kann.

Kiemenhöhle. Das Epithel der Kiemenhöhle ist im allgemeinen dem des Fusses gleich beschaffen, besonders an der medialen Wand, wo Schleimzellen in reicher Anzahl vorkommen. Nur sind die Zellen, je weiter weg vom Fusse, um so niedriger (Fig. 447); besonders aber an der lateralen Wand, wo Schleimzellen ganz fehlen. Sie haben hier kubische, stellenweis fast platte, Form; Intercellularlücken sind meist deutlich entwickelt. Wie es scheint, tragen die Zellen Wimpern (BLUMRICH), doch ist an den Präparaten selten etwas davon zu sehen.

Fig. 447. *Chiton siculus*, Ansatzstelle einer Kieme. *Kie.Bl* Kiemenblättchen, *Ep* Epiderm der Kiemenhöhle, *Man* Mantelepithel, *N.Stm* visceraler Markstamm, *N* Kiemennerv, *Art* Kiemenarterie, *Ve* Kiemenvene, *Ge* Kiemengefäss, *Lae* Lakunen, *spei.z* Speicherzellen, *Gür.N* Gürtelnerv, *L.Pe.M* Lateropedalmuskel, *M* Muskel.

Während bei anderen *Chiton*-Arten, z. B. *Ch. laevis*, das Epithel der Kiemenhöhle an zwei Stellen zu hohen Drüsenstreifen verdickt ist, deren einer an der medialen Wand (parietaler Streifen, BLUMRICH), der andere zwischen den Kiemen, unterhalb der Visceralstämme (paraneuraler Streifen, BLUMRICH) liegt, finden sich bei *Ch. siculus* statt dieser beiden, als Geruchsorgane gedeuteten, Streifen nur hinter der letzten Kieme zwei kurze Epithelwülste in paraneuraler Lage. Sie bestehen aus fadenförmigen Zellen, zwischen denen hohe Drüsenzellen in regelmässiger Anordnung eingeschaltet sind. Der Zutritt von Nerven zu den Wülsten legt es nahe, dass die fadenförmigen Zellen Sinneszellen sind (BLUMRICH).

Kieme. Das Epithel der Kieme besteht allein aus Deckzellen von regelmässig kubischer oder niedrig cylindrischer Form, die zum Teil einen hohen Stäbchensaum, zum Teil Wimpern tragen. Die Stäbchenzellen finden sich unmittelbar an der Mittellamelle der Kieme und an der inneren und äusseren Umgrenzung jedes Kiemenblättchens; der mittlere Bereich letzterer trägt Wimpern. Doch schwankt dies Verhalten im einzelnen. Die freien Kanten der Mittellamelle tragen

Zellen vom gleichen Charakter, wie sie in der Kiemenhöhle vorkommen; sie sind mit einer dünnen Cuticula ausgestattet.

In den Zellen liegt mittelständig der relativ grosse helle Kern mit deutlichem Nucleolus; er wird vom Gerüst umgeben, dessen Längsfäden in die Stäbchen oder Wimpern übergehen. An der Basis jeder Wimper liegt ein kräftiges Basalkorn (Blepharochonder); einwärts von der deutlichen äusseren Körnerreihe ist eine zarte innere zu unterscheiden. Die Wimpern besitzen kurze starre Fussstücke, an deren Ende ein Bulbus scharf hervortritt; die Bulben erscheinen untereinander zu einer fortlaufenden Cuticularschicht vereint. An den Stäbchenzellen fehlen die eigentlichen Wimpern, dagegen sind die starren Fussstücke erhalten und etwa zur dreifachen Länge erhöht. Ein Uebergang der echten Fussstücke in die Stäbchen ist leicht wahrnehmbar. Deutliche Bulben und Basalkörner fehlen, doch sind die Stäbchen am Ende durch eine zarte Cuticularschicht verbunden. Indem die Stäbchen kürzer werden und die erwähnte Verbindung an Stärke zunimmt, ergeben sich die Zellen des freien Randes der Mittellamelle mit schmalem Aussensaum und mit Cuticula.

2. Mantelepithel.

Als Mantel wird die mit Stacheln oder Schalenstücken bedeckte Haut des Körpers bezeichnet, wie sie sich am Eingeweidesack, sowie an der oberen und unteren Fläche des Gürtels, vorfindet. Das Epiderm entwickelt hier Skeletstücke, die Kalk in verschiedener Menge enthalten. Dem Gürtel kommen Stacheln verschiedener Form zu, dem Eingeweidesacke die grossen Schalenstücke. Wir beginnen mit Besprechung des Gürtelmantels.

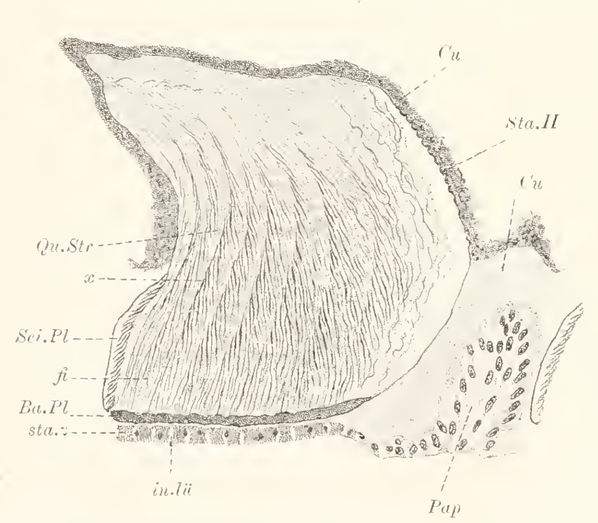


Fig. 448. *Chiton siculus*, Stachel der oberen Gürtelfläche. *sta.z* Stachelzellen, *in.lü* Intercellularlücken *fi* Stachelfibrillen, *x* Schichtlinien, *Qu.Str* Querstreifung, *Sei.Pl* Seitenplatte, *Ba.Pl* Basalplatte, *Sta.H* Stachelhäutchen, *Cu* Cuticula, *Pap* Papille.

Gürtelmantel. Das Epithel besteht überwiegend aus Deckzellen, die in dreierlei Form auftreten. Zu unterscheiden sind Stachelzellen, Cuticularzellen und Papillenzellen. Zunächst sei die dorsale Seite des Gürtels, zwischen Mantelkante und Gürtelrand, betrachtet. Die Stachelzellen (Fig. 448) finden sich auf breiten Territorien des Epithels, über welchen die schuppenförmigen Stacheln in der Cuticula eingebettet liegen. Sie sind von niedrig prismatischer Gestalt, ziemlich breit und berühren sich untereinander nur basal und distal, so

dass der Zellleib im Längsschnitt seitlich leicht eingebuchtet ist. Von der Fläche gesehen zeigen sie unregelmässig polygonale Umrisse; die intercellulären Lücken erscheinen als ziemlich breite helle Streifen. Das Sarc enthält dicht gedrängte Längsfäden; der Kern liegt meist einseitig, scheinbar oft in den intercellulären Lücken, in einem vakuolenartigen, von Fäden freien, hellen Raume. Er ist von dichter Struktur, färbt sich intensiv und zeigt polymorphe Gestalt. Körnige Einlagerungen sind in der Zelle nicht zu unterscheiden.

Die Zellfäden setzen sich über die Oberfläche des Sarcs hinaus in den Stachelkörper fort (Stachelfibrillen) und durchsetzen diesen der ganzen Länge nach. Ein besonders differenzierter Grenzsaum der Zelle gegen den Stachel ist nicht vorhanden; während des Stachelwachstums ergiebt sich die Grenze nur aus der viel geringeren Färbbarkeit der Stachelfibrillen gegenüber den Sarcfäden. Am besten sieht man erstere bei Schwärzung mit Eisenhämatoxylin ohne nachfolgende, oder bei nur sehr kurze Zeit andauernder, Differenzierung in Eisenalaun. Dann sind die Fibrillen dunkelbraun gefärbt und treten deutlich hervor; dagegen ist allerdings die Zelle völlig schwarz, so dass der Zusammenhang von Zellen und Stacheln an weiter differenzierten oder auch andersartig gefärbten Präparaten untersucht werden muss. Der Fibrillenverlauf entspricht nicht genau der seitlichen Oberflächenbegrenzung des Stachels. Dieser erscheint, wie bereits bei Besprechung des Uebersichtsbildes angegeben wurde, leicht hakig gekrümmt; die Hakenspitze ist medialwärts, gegen die Mantelkante hin, gewendet. Unmittelbar an der konkaven medialen Fläche verläuft nun die Faserung genau parallel zur Fläche selbst; weiter gegen die Mitte des Stachels hin wird jedoch der Verlauf ein schräger und im lateralen Teile ist meist eine Längsfaserung am wenigsten deutlich ausgeprägt. Die Abweichungen vom zur Oberfläche parallelen Verlauf treten deshalb scharf hervor, weil Schichtlinien vorhanden sind, die wirklich genau parallel zur Oberfläche verlaufen; die also leicht bogig gekrümmt von der Stachelbasis zur stumpfen Spitze konvergierend aufsteigen. Diese Schichtlinien werden von den Fibrillen im grössten Bereiche des Stachels unter spitzem Winkel gekreuzt; erst gegen die Spitze hin verlaufen beide Liniensysteme einander parallel.

Die Schichtlinien entsprechen den Zellgrenzen, die selbst am überschwärzten Schnitte wegen der hellen intercellulären Räume scharf hervortreten. Am deutlichsten lässt sich eine Abhängigkeit beider von einander nahe der medialen Stachelfläche erkennen, da hier die Stachelfibrillen parallel mit den Schichtlinien verlaufen. Letztere stellen nicht besondere Einlagerungen zwischen den Fibrillenbündeln des Stachels vor, sondern ergeben sich dadurch, dass die Elemente eines Bündels immer medialwärts dichter liegen als lateralwärts und derart eine Schichtung vortäuschen. Es bleibt zweifelhaft, ob diese einseitig dichtere Anordnung nur auf Schrumpfung infolge der Konservierung und Entkalkung beruht; die grosse Regelmässigkeit, mit der sie bei allen Konservierungsweisen hervortritt, macht es wahrscheinlicher, dass eine von der Kalkablagerung abhängige Fibrillenanordnung vorliegt.

Die schräge Durchkreuzung der Schichtlinien und Fibrillen ist nur eine scheinbare. Genaue Untersuchung mit den stärksten Vergrösserungen zeigt in den meisten Fällen, dass die Schichtlinien von den

Fibrillen nicht durchsetzt werden, diese vielmehr an ihnen durchschnitten enden. Die Zellen sind unterhalb der breiten Stachelbasis in Reihen geordnet, welche vermutlich ziemlich genau parallel zum halbkreisförmig gekrümmten latero-basalen Rande des Stachels verlaufen. Entsprechend diesen Zellreihen sind auch die zu den Zellen gehörigen Fibrillenbündel des Stachels in Reihen von derselben Anordnung verteilt; mit anderen Worten: die Schichtlinien des Stachellängsschnittes sind der Ausdruck von Grenzflächen zwischen den verschiedenen Reihen von Firillenbündeln, welche den Stachel aufbauen. Auch in der mittleren und lateralen Region des Stachels verlaufen die Fibrillen parallel zu den Schichtlinien, aber gegen die Anschnittsfläche des Stachels hin geneigt. Sie konvergieren ja alle von der breiten rhombischen Basis des Stachels aus gegen dessen Spitze hin, müssen also an Schnitten, die nicht genau den Stachel halbieren, schräg durchschnitten sein.

Innerhalb der Schichten ist eine Untergliederung jeder Bündelreihe in die einzelnen, den Zellen entsprechenden, Bündel erkennbar, wenn der Schnitt eine solche Reihe unter besonders grossem Winkel durchschneidet. Dann sieht man häufig eine rhombische Zeichnung, die als durch die Zellterritorien bedingt aufzufassen ist (siehe auch bei Schale).

Ausser Faserung und Schichtlinien zeigt der geschwärzte Stachel noch eine Linienstruktur, welche rechtwinklig zur Faserung ausgebildet ist, eine Querstreifung der Fibrillen. Sie ist nicht immer deutlich ausgeprägt, tritt aber, je besser der Stachel erhalten ist, um so schärfer hervor. Wo sie erkennbar ist, unterrichtet sie sehr übersichtlich über den Verlauf der Faserung selbst. Bald liegen die Querstreifen weit von einander und sind dann ziemlich dick, bald folgen sie sich in kurzen Abständen und sind dann dünn, manchmal sogar sehr zart. Ob diesen Verschiedenheiten eine gleichartige Elementarstruktur zu Grunde liegt, lässt sich nicht entscheiden; bedingt erscheint die Querstreifung durch leichte Verdickung der Fibrillen, die jedenfalls ihre Ursache im Auftreten einer Kittsubstanz hat.

Der wachsende Stachel sitzt direkt den Stachelzellen auf; solche Bilder erhält man in der Nähe des Mantelrandes (Blumrich), an welchem das Wachstum des Gürtels andauert. Ist der Stachel vollendet, so löst er sich von den Bildungszellen ab; es entsteht an seiner Basis zunächst eine anscheinend homogene Schicht, die Basalplatte (Blumrich), in welcher, wie angegeben wird, Kalksalze fehlen. Sie erscheint also als echte Cuticularbildung, unterscheidet sich aber von der Cuticularsubstanz, in welche die Stacheln eingebettet sind, durch ihren starken Glanz, dichtere Beschaffenheit und leichte Färbbarkeit. An gewöhnlichen ungeschwärzten Präparaten lässt sich gelegentlich eine Faserung erkennen, die mit der Stachel- und Zellfaserung zusammenhängt; ferner erscheint die Platte in Territorien gegliedert, die den Zellgrenzen entsprechen. Nach Fertigstellung der Basalplatte schiebt sich zwischen diese und die Zellen die gleiche Cuticularsubstanz, wie ringsum; sie wird ebenfalls von den Stachelzellen gebildet; eine Faserstruktur ist in ihr nur schwierig wahrzunehmen.

Ausser an der basalen Seite ist der Stachel auch sonst von einer spezifischen Cuticularbildung eingehüllt: vom Stachelhäutchen, das am unentkalkten Stachel eine regelmässige, warzenförmige Skulptur

auf der Oberfläche bedingt und an der medialen Stachelfläche in der unteren Hälfte zu einer glänzenden Platte, der Seitenplatte (Blumrich) verdickt ist. An Schnitten ist das Häutchen weniger leicht zu unterscheiden; es erscheint als eine Differenzierung der umgebenden Cuticula, der es auch innig an Schnitten anhaftet. Auch die Seitenplatte stammt nicht von den Stachelzellen. Sie wird von Fibrillen aufgebaut, die, schwer erkennbar, schräg aufsteigend gegen den Stachel hin verlaufen und hier, deutlich unterscheidbar, enden. Es scheint als hinge die Faserung mit der der Cuticula, an welcher auch die Seitenplatte festhaftet, zusammen (siehe unten). Sie unterscheidet sich von der Basalplatte durch geringe Affinität zu Farbstoffen (Blumrich); gewöhnlich enthält sie im äusseren homogenen Teil kleine intensiv glänzende Vakuolen eingelagert.

Der Stachel, mitsamt seinen spezifischen Einhüllungen: Häutchen, Seiten- und Basalplatte, liegt in einer nicht verkalkenden Cuticula, die von den eigentlichen Cuticularzellen gebildet wird. Ein scharfer Unterschied dieser zu den Stachelzellen existiert weder in Form noch Struktur; sahen wir doch bereits, dass die Stachelzellen auch Bildner einer echten Cuticularschicht, die sich unter die Basalplatte fertiger Stacheln einschiebt, sind. Die Cuticularzellen liegen in den Zwischenrämen der Stacheln, die als Zwischenstachelfelder unterschieden werden können. Die Felder sind im allgemeinen sehr schmal und nur am lateralen Rand der Stacheln, in dessen mittlerem Bereiche, breit entwickelt. Hier sind auch Papillen eingelagert, von denen weiter unten die Rede sein wird. Man bemerkt in den Cuticularzellen, deren Höhe eine verschiedene, der Umgebung angepasste ist, eine deutliche Längsstreifung; auch Intercellularlücken sind vorhanden. Die Cuticula selbst ist von dichter Beschaffenheit und schwärzt sich leicht mit Eisenhämatoxylin. Günstige Stellen zeigen deutlich ihren Aufbau aus senkrecht und leicht wellig verlaufenden Fibrillen, zwischen denen eine homogene Kittsubstanz vorhanden ist. Von flächenhafter Schichtung ist nichts wahrzunehmen. Die Cuticula überzieht auch die distale Aussenseite der Stacheln mit einer dünnen Schicht, in welcher vielfach bräunliche Pigmentkörner eingelagert sind.

Schliesslich sind noch die Papillenzellen zu besprechen. Die von ihnen gebildeten, in die Cuticula vorragenden, Papillen, deren Höhe wechselt, verteilen sich regelmässig in den Zwischenstachelfeldern und zwar finden sich (Blumrich) immer drei am lateralen Rande eines Stachels, in dessen mittlerem Bereiche. Sie sind, wie Betrachtung von der Fläche lehrt, rundlich begrenzt und bestehen aus verlängerten fadenartigen Zellen, die seitwärts immer niedriger und breiter werden und ohne scharfe Grenze in die Cuticularzellen übergehen. Die Intercellularräume sind besonders weit, vor allem an hohen alten Papillen, und die Zellen berühren sich nur basal und distal. Ihr Sarc ist fädig struiert und enthält nicht selten auch Körner eingelagert. Die Kerne liegen dort, wo sich der fadenartige Zellleib zum lockeren distalen Abschnitte erweitert. In den Intercellularlücken kommen gelegentlich körnerreiche Zellen vor, deren Bedeutung fraglich ist.

Am Gürtelrand erfolgt Neubildung der Stacheln und es lässt sich feststellen, dass die Stacheln innerhalb von Papillen entstehen. Das flache Feld von Stachelzellen ist zunächst klein, vergrössert sich aber und ist umgeben von einem hohen Zellwall, als dessen Rudimente die

erwähnten 3 Papillen übrig bleiben. Der medial gelegene Zellwall liefert die Seitenplatte, welche zeitlich vor der Basalplatte auftritt.

Die ventrale Seite des Gürtels (Fig. 449) zeigt eine abweichende Ausbildung des Epithels. Die Cuticularzellen überwiegen bei weitem und demnach bildet auch die Cuticula eine dicke,

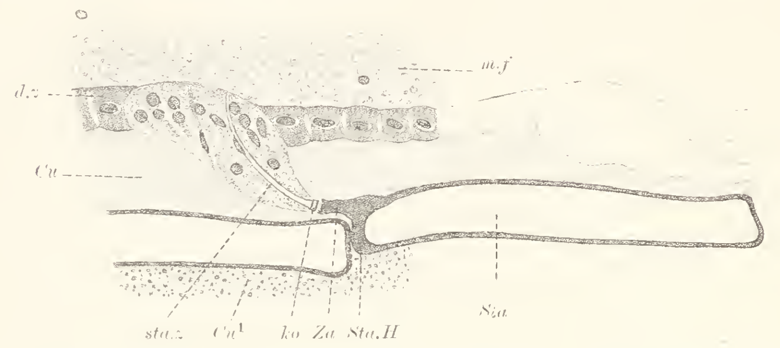


Fig. 449. *Chiton siculus*, Stachel von der ventralen Gürtelfläche. *Sta* Stachel, *Sta.H* Stachelhäutchen, *Za* Zapfen, *sta.z* Stachelzelle, *ko* Endkölbchen, *d.z* Deckzelle, *Cu* Cuticula, Cu_1 desgl., äussere Schicht mit Pigmentkörnern, *m.f* Muskelfaser.

gleichmässig hohe Lage, in welcher die hier viel kleineren Stacheln in doppelter Schicht übereinander liegen. In der Struktur liegt kein Unterschied zur Oberseite des Gürtels vor; die Fibrillen sind in der Cuticula sehr schwer erkennbar, am besten noch nahe am Gürtelrande, der, wie dorsal, die Wachstumszone vorstellt; sie verlaufen schräg nach unten und zugleich lateralwärts, gegen den freien Mantelrand hin gewendet. Die periphere Schicht der Cuticula enthält auch hier Pigmentkörner eingelagert. Als Umhüllung der Stacheln findet sich ein glänzendes, Farbstoffe nicht annehmendes, Stachelhäutchen, das wohl auch hier als cuticulares Produkt aufzufassen ist.

Die Stachelzellen kommen nur einzeln vor und jede Zelle bildet einen einzelnen Stachel. Die Stacheln sind schlank und gleichmässig cylindrisch geformt, mit stumpfem basalem und distalem Ende, und liegen mit der Längsachse parallel zur Gürtelfläche in die Cuticula eingebettet, das distale Ende gegen den Gürtelrand hin gewendet. Die Stacheln liegen dicht benachbart, so dass sie (Blumrich) bei Flächenbetrachtung an Ziegelmauerwerk erinnern. Von organischer Struktur ist in den Stacheln nicht viel wahrzunehmen; man erkennt eine zarte Längsfaserung, die meist stark zusammengeschrumpft ist; auch eine Querstreifung tritt gelegentlich hervor. Verhältnismässig dick ist das Stachelhäutchen, besonders an der basalen Fläche des Stachels (Chitinbecher, Blumrich). Hier zeigt es auch gegen das Epiderm hingewendet einen kleinen Zapfen. Dieser steht in Beziehung zur Stachelzelle, welche am ausgebildeten Stachel fadenförmig ist und sich unter dem Zapfen zu einem Endkölbchen (Blumrich) leicht verdickt. Je jünger der Stachel, um so näher liegt er dem Epithel; seine Bildungszelle ist dann noch kurz und gedrungen cylindrisch, mit leicht verbreitertem distalem Ende. Sie zeigt eine deutlich längsfädige Struktur und einen dunklen, grossen Kern, der später degeneriert. Der Stachel ist zunächst eirund (Blumrich) und gewinnt seine charakteristische Gestalt und Lage erst während des Wachstums.

In der Umgebung der Stachelzelle ist das Epiderm papillenartig erhöht und die Deckzellen nehmen die Charaktere der Papillenzellen an. Sie sind schlank geformt, durch breite Intercellularlücken getrennt und in ihrem Sarc fällt besonders eine Körnelung auf. Ob sie zur Bildung der Cuticula, speziell des Chitinbechers, in Beziehung stehen, bleibt fraglich.

Besser als bei *Chiton siculus* ist die Bildung einzelliger Stacheln bei *Chiton poli* (Fig. 450) zu untersuchen (Blumrich). Die Stacheln haben hier Keulenform, das Häutchen ist sehr zart, dagegen der Becher stark entwickelt. Ein kleiner Zapfen ist an der basalen Fläche gelenkgrubenartig ausgetieft und ruht auf dem Endkölbchen der fadenförmigen Bildungszelle, das den Zapfen nicht direkt berührt und gegen ihn hin einen stark glänzenden Abschluss, das jedenfalls chitinige „Scheibchen" aufweist. Der Zapfen wird seitlich von einem chitinigen Ringe umgeben, der als Produkt der die Stachelzelle umgebenden Papillenzellen aufzufassen ist und aus einer Anzahl schmaler Stücke besteht. Jugendliche Stachelzellen (siehe die Fig.) sind breite, distal erweiterte, Cylinder mit grossem, nucleolushaltigem Kerne; Zapfen, Scheibchen und Ring treten erst nach Abschluss der Stachelbildung auf.

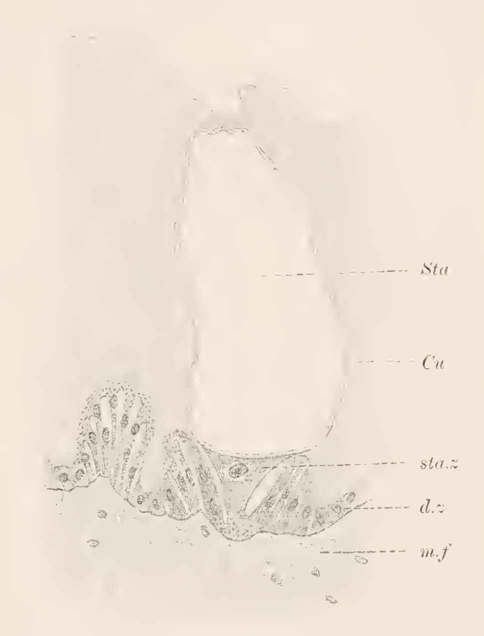


Fig. 450. *Chiton poli*, Stachel (*Sta*). *sta.z* Stachelzelle, *d.z* Deckzelle, *Cu* Cuticula, *m.f* Muskelfaser. Nach Blumrich.

Eingeweidesackmantel. Der Mantel besteht, soweit er dem Eingeweidesacke angehört, vorwiegend aus einer Deckzellart, die als Schalenzellen zu bezeichnen sind und die mit den Stachelzellen der oberen Gürtelfläche durchaus übereinstimmen. Die Zellen der Aestheten und Faserstränge finden gesonderte Besprechung. Cuticularzellen fehlen vollständig; die das Tegmentum überziehende zarte Cuticula wird vom medialen Gürtelrande aus gebildet (siehe Periostracum).

Die Schalenzellen sind typisch allein unter den Faserplatten ausgebildet. Sie stellen niedere breite Cylinder dar, die durch geräumige Intercellularlücken von einander getrennt sind und eine dichte längsfädige Gerüststruktur aufweisen. Der Kern liegt in einem hellen Raume meist seitlich zwischen den Fäden; polymorphe Gestalt ist an ihm häufig nachweisbar. Die Fäden setzen sich direkt in die Schalenplatten fort (Schalenfibrillen) und erreichen in Deck- und Mittelplatte eine ungemeine Länge. Bei beiden Gebilden, vor allem aber bei der Deckplatte, fällt es am leichtesten, sich über die Beziehungen der Zellen zu den Skeletstücken, oder, was dasselbe heisst, über die Entstehung der Schale, eine Vorstellung zu machen.

Die Deckplatten der Tegmenta entstehen von Schalenzellen aus, welche an der Kantenstirn gelegen sind. Sie gleichen in toto ungeheuren, flächenhaften Stacheln, welche sich von der Mantelkante her über den Eingeweidesack legen (Fig. 445) und mit denen der Gegenseite zu einem einheitlichen Stück verschmolzen sind. Wenn man an einem stark geschwärzten Präparate die Mantelkante und den anstossenden Gürtelteil betrachtet, so drängt sich dieser Vergleich sofort auf und die Deckplatte unterscheidet sich, ausser durch die Grösse, im wesentlichen von den Stacheln der oberen Gürtelfläche nur dadurch, dass sie von langgestreckten Papillen, den Aestheten, durchbrochen wird. Indessen ist auch die Bildung eine etwas abweichende (siehe unten). In der Deckplatte ist die von den Stirnzellen ausgehende Faserung ausgezeichnet zu verfolgen; sie verläuft im Innern der Platte ziemlich genau parallel zur oberen und unteren Fläche, biegt jedoch oberflächlich, unmittelbar unter dem Periostracum, gegen dieses, also nach aussen zu, um und endet hier, frei auslaufend, zwischen den Aesthetenkappen. Auch an der unteren Fläche laufen Fibrillen frei aus, wahren aber im übrigen den geschilderten flächenhaften Verlauf bis ans Ende. Letztere Fibrillen stehen also nicht in direktem Zusammenhang mit Zellen, und diese auffallende Thatsache bleibt auch gewahrt, wenn man eine Fortsetzung derselben in die viel lockerer gestellten Fibrillen der oberen Kalkplatte annimmt, wofür zwingende Gründe sprechen. Die Fibrillen würden dann an der Faserstrangschicht ihr Ende finden, soweit sie nicht noch zum Gesims gehören. Die Ursache für dieses Verhalten liegt in der Wachstumsart des Tegmentums. Der Kantenstirn gliedern sich dauernd neue Zellen am freien Rande an, wo Elemente indifferenten Charakters an der Uebergangsstelle zum Gürtel gelegen sind und wohl auch Zellvermehrungen stattfinden. Diese Zellen nehmen an der Bildung der Deckplatte teil, die also vom Kantenrande aus während des Wachstums kontinuierlich eine Verdickung erfährt. Zugleich aber rücken Zellen von der Kantenstirn auf das Gesims; sie partizipieren dann nicht mehr an der Bildung der Deckplatte, sondern werden nun Kalklagenbildner (siehe über diese unten). Die Zellverschiebungen markieren sich am deutlichsten in der Verschiebung der Aestheten (siehe diese). In welchem Sinne die Faserstränge zu deuten sind, siehe bei Besprechung des Articulamentums.

Während nahe der Stirn die Plattenfibrillen dicht gedrängt und regelmässig verlaufen, erscheinen sie gegen den Schalenkiel hin lockerer und weniger regelmässig verteilt, so wie es allgemein peripher der Fall ist. Der Verlauf wird oft besonders schön durch eine Querstreifung der Platte, nach Art der in den Schuppenstacheln des Gürtels beschriebenen, markiert. Die Fibrillen erscheinen zu Bündeln geordnet, von denen jedes einer Bildungszelle entsprechen dürfte. Eine reihenweise Anordnung der Bündel konnte nicht nachgewiesen werden. In der Umgebung der Aestheten erscheint der Fibrillenverlauf unbedeutend beeinflusst. Deutlich erkennt man nahe der Mantelkante Anwachsstreifen, welche gleich der Querstreifung verlaufen und sich von ihr nur als weit kräftigere, dunkle Streifen unterscheiden, welche auf Unterbrechungen im Wachstum, nicht aber auf Unterbrechungen der Fibrillen selbst, hindeuten.

Weit schwieriger zu analysieren ist der Faserbau der zum Articulamentum gehörigen Mittelplatte. Ein genaues Studium ergiebt, dass die an überschwärzten Präparaten scharf hervortretenden

Fibrillen ihren Ursprung nur zum geringsten Teil an den Schalenzellen der Manteltaschen finden, vielmehr längs der ganzen Peripherie der Platte, nach oben und unten hin, auslaufen. Die nach unten hin auslaufenden Fibrillen sind von Schalenzellen der Rückenfläche abzuleiten (siehe unten); die nach oben hin auslaufenden jedoch von einer zusammenhängenden Epithelschicht, von der nur Reste in den Fasersträngen erhalten sind.

Jede Mittelplatte ist ein einheitliches Stück, das nur am Kiel und an den Nahtlinien von Aestheten durchbrochen wird. Es vergrössert sich nur am seitlichen, in der Manteltasche gelegenen, Rande, wo die Verbindung der Fibrillen mit den an allen drei Taschenflächen gelegenen Schalenzellen leicht festzustellen ist. Die von den Zellen ausgehenden Fibrillen konvergieren zunächst gegen die mittlere Zone der Platte hin und nehmen dann sämtlich einen zur Plattenoberfläche parallelen, gegen den Kiel hin gewendeten, Verlauf an. Ihre Endigung ist nicht festzustellen. Aus der auch an der Mittelplatte deutlich ausgeprägten Querstreifung erhellt dieser Verlauf besonders deutlich; die Querstreifen bilden Bogenlinien, welche konzentrisch zur Taschenoberfläche verlaufen, also die Fasern unter rechtem Winkel durchkreuzen. Ebenso kommt die Taschenkonfiguration in den Anwachsstreifen zur Wiederholung, die sich direkt in die Anwachsstreifen der Kalklagen und der Deckplatte fortsetzen.

Wenn man die Oberfläche der Mittelplatte von den Taschenflächen aus gegen den Kiel hin weiter verfolgt, sieht man allerorts die Fibrillen gegen die Oberfläche hin ausstrahlen. Jede Fibrille hat zum Teil einen zur Oberfläche parallelen Verlauf, der in der Tiefe der Platte nachweisbar und gegen den Kiel hingewendet ist; gegen die Tasche hin wendet sie sich, bogig umbiegend, der Peripherie zu und scheint hier, soweit eben nicht die Tasche in Betracht kommt, frei zu enden. Betreffs der Basalfläche der Platte lässt sich ohne weiteres annehmen, dass die Fibrillen sich in solche der unteren Kalklage fortsetzen und entweder direkt zu einer Schalenzelle der Rückenfläche hin verlaufen, oder vorher noch an der Bildung der Basalplatte sich beteiligen (siehe unten). Hinsichtlich der an der oberen Fläche ausstrahlenden Fibrillen ist zwar auch anzunehmen, dass sie sich in der mittleren Kalklage fortsetzen, sie müssen aber in der Höhe der zu den Aestheten verlaufenden Faserstränge enden. Das ergiebt sich einerseits aus der widersprechenden Verlaufsrichtung der Fibrillen in der oberen und mittleren Kalklage, vor allem aber deuten darauf hin die Befunde am Gesims. Das Gesims wird oben und unten von Schalenzellen bedeckt, die früher an Bildung von Faserplatten teilnahmen, beim Wachstum des Tieres aber kielwärts verschoben wurden. Am freien Rande zieht sich das Gesims in die Faserstränge aus, dessen Wandungszellen aus den Gesimszellen hervorgehen. Das geschlossene Epithel des Gesimses löst sich auf in Zellstränge, innerhalb welcher die zu den Aestheten gehörigen Fasern verlaufen; diese Auflösung ist verbunden mit der Aufgabe der Schalenbildung von Seiten der Schalenzellen (siehe Weiteres bei Aestheten).

Die feinere Struktur der Mittelplatte ist durch das Mitgeteilte nicht erschöpft, doch kann auf Weiteres hier nur andeutungsweise eingegangen werden. Zunächst ist wie in der Deckplatte und in den Schuppenstacheln eine bündelweise Anordnung der Fibrillen, entsprechend den einzelnen Schalenzellen, nachweisbar; sie tritt hier am

Grunde der Manteltasche besonders scharf hervor, da die Intercellularlücken nicht unbeträchtliche Breite haben. Es macht den Eindruck, als wenn der Verlauf der Fibrillenbündel kein vergleichsweise so einfacher sei, wie in der Deckplatte, sondern dass vielmehr eine nicht leicht genauer zu analysierende Durchflechtung vorliege. Ferner sieht man helle Streifen, welche, in querer oder leicht schräger Richtung verlaufend, die Platten durchsetzen. Sie dürften in gleicher Weise wie die hellen Schichtlinien in den Schuppenstacheln zu erklären sein, nämlich einer reihenweisen Anordnung der Zellen und ungleich dichter Anordnung der Plattenfibrillen in den zugehörigen Bündelreihen entsprechen. — Das Wachstum der Platten erfolgt in der Manteltasche. Man sieht hier, je grösser das Tier ist, um so deutlicher, Längsfalten an der Bodenfläche der Tasche vorspringen, auf deren scharfem Rande wahrscheinlicherweise Zellvermehrungen an noch indifferenten Zellen sich abspielen dürften. Genauere Untersuchungen dieser Verhältnisse erscheinen wünschenswert. Die dauernde Einschiebung frischer Zellen wird nicht allein durch die Abgabe von Zellen ans Gesims, sondern auch durch die Dickenzunahme der Tasche, bedingt.

Die Basalplatte ist nur im mittleren Bereiche jeder Schalenhälfte entwickelt. Sie besteht also aus paarigen flachen Stücken, die von der breiten Basis aus wachsen. Der Bau ist ein einfacher. Die Platten werden von aufrecht stehenden, scharf sich markierenden, Fibrillen gebildet. Querstreifung tritt nicht hervor.

Soweit die Schalenzellen nicht zu den besprochenen Platten in Beziehung stehen, zeigen sie ein abweichendes Verhalten. Sie sind am Gesims der Mantelkante und auf dem Eingeweidesack in Umgebung der Basalplatten von lockerer Beschaffenheit, ähnlich den Cuticularzellen des Gürtelrückens. Die von ihnen ausgehende Schalenfaserung ist gleichfalls eine lockere und die Verlaufsrichtung der Fibrillen erscheint oft durch Schrumpfung und Entkalkung stark beeinflusst oder ganz verwischt. Durch Verklebung der Fibrillen entstehen flach verlaufende gewellte Schichtlinien, die das Verständnis wesentlich erschweren. Zwischen den Fibrillen liegt eine reich entwickelte, helle granulierte Zwischensubstanz, die als Träger der Kalksalze aufzufassen ist. Eine Querstreifung fehlt vollständig und Anwachsstreifen sind nur dicht am Gesims angedeutet. Es sei hervorgehoben, dass nur bei starker Ueberschwärzung diese Strukturen hervortreten, sonst aber gar nichts davon wahrzunehmen ist.

Die erwähnten Zellen stehen zu den drei Kalklagen der Schale in Beziehung. Dabei ist aber zu bemerken, dass die Kalklagen sich über die ganze Schalenfläche ausbreiten. So steht die untere Kalklage oberhalb der Basalplatte nicht direkt zu Zellen in Beziehung. Wir haben anzunehmen, dass die Fibrillen der Basalplatte sich in die der Kalklage fortsetzen, was allerdings infolge der Veränderung der verbindenden Substanz zwischen den Fibrillen nicht deutlich hervortritt. Wiederum setzen sich die Fibrillen der unteren Kalklage zweifellos in die der Mittelplatte, soweit letztere nicht der Manteltasche angehört, fort. Das Gleiche hat auch Geltung für die Fibrillen der mittleren Kalklage, die nur zum geringsten Teil vom Gesims ausgehen, in überwiegender Ausdehnung aber an der Faserstrangschicht enden. Das Gleiche gilt auch schliesslich für die Fibrillen der oberen Kalklage.

Periostracum. Dem Tegmentum liegt eine dünne glänzende

Cuticula auf, an der vielfach Fremdkörper anhaften. Die Cuticula überzieht auch die Kappen der Aestheten. Sie hängt an der Mantelkante mit der viel mächtiger entwickelten Cuticula des Gürtels zusammen und ist auch von dieser abzuleiten, wächst also, gleich dem Tegmentum, von der Mantelkante aus. Nach THIELE ist sie dem Periostracum der Lamellibranchierschale zu vergleichen. Ueber die vergleichende Deutung des Tegmentums und Articulamentums siehe bei *Unio*.

Aestheten. An den Aestheten (Fig. 451) finden wir Kappen-

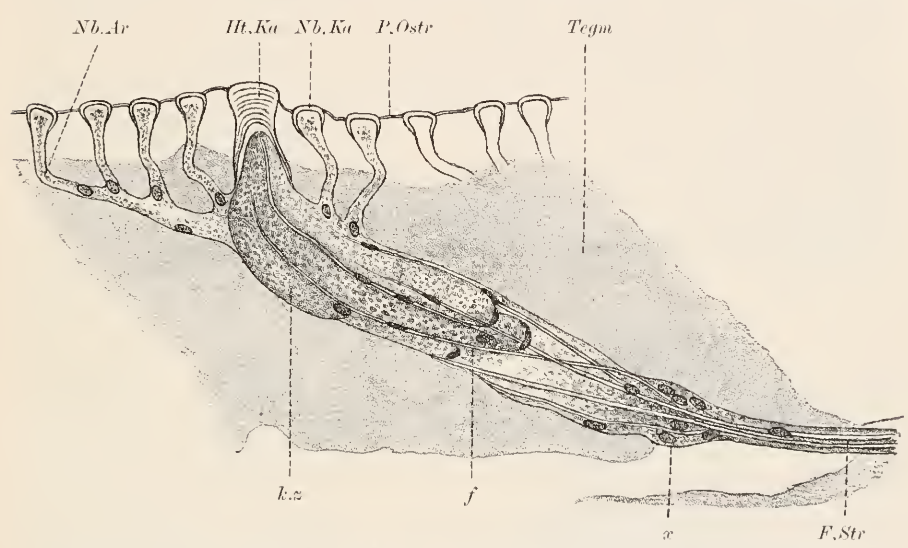


Fig. 451. *Chiton siculus*, Aesthet, nach BLUMRICH. *P.Ostr* Periostracum, *Tegm* Tegmentum, *Ht.Ka* Hauptkappe, *Nb.Ka* Nebenkappe, auf einem Nebenarm (*Nb.Ar*), *k.z* Körnerzellen, *F.Str* Faserstrang, *f* Faser, *x* Basalzellen.

und Papillenzellen und ausserdem eine dritte auffallende Zellart, die einfach als Körnerzellen bezeichnet sei. Ueber die Form und Verteilung der Aestheten siehe in der Uebersicht. Jeder Aesthet setzt sich in einen Faserstrang fort, welcher allein oder mit anderen sich vereinend in schräger Richtung zwischen Tegmentum und Artikulamentum zum Gesims der Mantelkante, in vielen Fällen auch direkt zum Epithel des Eingeweidesackes, verläuft. An den Aestheten ist zunächst eine zarte plasmatische Hülle zu unterscheiden, welche gegen aussen glatt, gegen innen unscharf begrenzt ist. Sie kommt auch den Fasersträngen zu und enthält Kerne ein-, bez. gegen innen zu dicht angelagert. Die Kerne sind sowohl an den Fasersträngen, als auch an den Aestheten, einzeln verstreut; die Grenze der zugehörigen Zellkörper lässt sich nicht feststellen. Im allgemeinen können die Zellen als Wandungszellen von den übrigen, gleich zu besprechenden, Elementen unterschieden werden. Sie sind vergleichbar den Papillenzellen einer Gürtelpapille.

Im Innern der Stränge, der Wandung innig angefügt, verlaufen longitudinale Fasern, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen. Meist bleibt der axiale Strangraum von ihnen frei, so dass die Stränge Schläuchen ähneln. Die Fasern treten auch in die Aestheten ein und

stehen hier zu dreierlei Zellen in Beziehung. Zunächst liegt basal, an der Ursprungsstelle der Aestheten, eine Gruppe kleiner Zellen mit dichtem Sarc, dass sich direkt in eine Faser fortsetzt (Basal-zellen). Ein Teil der Fasern durchbricht die Gruppe und verläuft axial weiter; einzelne Fasern treten nun an die basalen Enden langgestreckter, voluminöser Zellen von Cylinder- oder Kolbenform heran (Plate), die mit Körnern ganz erfüllt sind und deren Kern basal, an der Ansatzstelle der Faser, liegt. Die Grösse der Körnerzellen wechselt; die Körner sind entweder klein und färben sich mit Hämatoxylin, oder sie sind gross und erscheinen dann acidophil. Oft verkleben sie zu homogenen Massen oder nehmen Bläschenform an.

Der Rest der Fasern verläuft bis zur Ursprungsstelle der Arme und tritt an den Nebenarmen in Beziehung zu den Bildungszellen der Nebenkappen (Kappenzellen), die sich dauernd in Form schlanker, dicht struierter Sarccylinder erhalten. Unter den Hauptkappen hat sich keine Bildungszelle erhalten (siehe sogleich Weiteres). Gelegentlich sieht man Fasern in den Hauptarm eintreten (Blumrich); die Körnerzellen ragen fast immer bis dicht an die Kappe vor.

Ein Verständnis dieser eigenartigen Verhältnisse ergiebt sich aus dem Studium junger Aestheten, wie sie an der Mantelkante vorliegen (Blumrich). Unmittelbar am freien Kantenrand entsteht der Aesthet, um dann beim Wachstum des Tegmentums zum Gesims herabzurücken und schliesslich mit diesem nur durch einen Faserstrang Verbindung zu wahren. Es bilden sich zunächst die Endarme, derart, dass einzelne Zellen des Kantenrandes in die Länge wachsen. Diese werden zu Kappenzellen und sind, wenn eine Hauptkappe gebildet wird, von beträchtlicher Grösse. Die Zelle bildet distal die chitinige glänzende gelbe Kappe, an der eine flache Schichtung leicht zu erkennen ist. Die Nebenkappenzellen ziehen sich basal bei zunehmender Entfernung

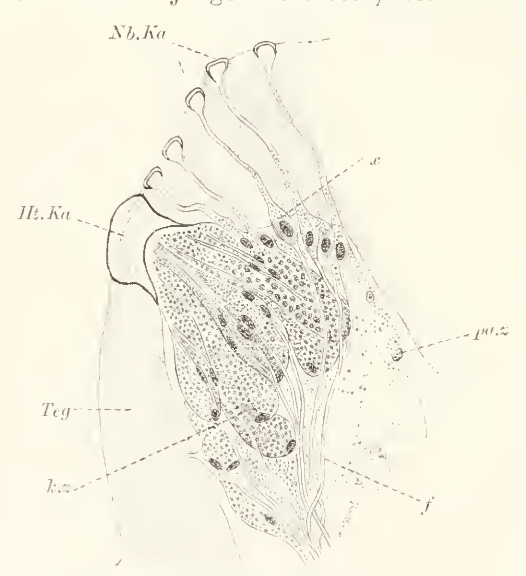


Fig. 452. *Chiton siculus*, junger Aesthet, nach Blumrich. *Teg* Tegmentum, *Nb.* und *Ht.Ka* Neben- und Hauptkappen, *k.z* Körnerzelle, *pa.z* Papillenzelle, *f* Fasern, *x* Bildungszellen der Nebenkappen, die mit Fasern zusammenhängen.

von der Grenzlamelle in eine der erwähnten Fasern aus; die Hauptkappenzellen degenerieren jedoch, mitsamt dem grossen Kerne, vollständig und es scheint auch, als wenn an der Fertigstellung der Hauptkappen noch andere Zellen, spätere Körnerzellen (Plate), teilnehmen; diese würden die inneren Kappenschichten liefern. Während die Arme sich vom Epithel entfernen, entsteht der Aesthet nach Art einer Papille, in der aber bald wandständige Zellen (spätere Wandungs-

zellen) von einer mittleren Zellgruppe, aus der die Körner- und Basalzellen hervorgehen, zu unterscheiden sind. Die Basalzellen sind als junge Körnerzellen aufzufassen; beide setzen sich basal in Fasern fort. Wenn der Aesthet auf das Gesims herabgesunken ist, entsteht der Faserstrang, als dünne basale Verlängerung der Papille, die mehr und mehr an Länge zunimmt, je weiter der Aesthet sich vom Gesims entfernt.

Somit gleicht jeder Aesthet mitsamt dem zugehörigen Faserstrang einer Epithelröhre, deren endständige Zellen (Kappen-, Körner- und Basalzellen) mit der Grenzlamelle durch lange Fasern Verbindung wahren. Die grossen kolbigen Körnerzellen, die gewöhnlich als Drüsenzellen bezeichnet werden, dürften am besten als degenerierende oder als Speicherzellen zu bezeichnen sein. Gegen die Deutung derselben als Drüsenzellen spricht schon die Form der Aestheten, denen eine Oeffnung gegen aussen ganz fehlt.

An der Ursprungsstelle der Stränge am Gesims sieht man oft im Epithel feine Bündel von Nervenfasern, die, nach Blumrich und Plate, aus der Tiefe von grösseren Nerven stammen und wohl in die Stränge und Aestheten eindringen. Die Nervenfasern sind nicht mit den schwärzbaren Fasern zu verwechseln; ihre Endigung bleibt fraglich.

Nervensystem.

Ueber die feinere Beschaffenheit der Nervenstämme und Nerven kann nur wenig ausgesagt werden. Innerhalb einer Neurallamelle zeigt jeder Stamm einen dicken Faserstrang, umgeben von Gruppen von Nervenzellen und jedenfalls auch von Hüllzellen. Die Fortsätze der Nervenzellen senken sich in den Faserstrang ein. Dicht an der Lamelle liegen Gliazellen, deren intensiv schwärzbare Fortsätze, die Gliafasern, gleichfalls in den Faserstrang eindringen (siehe die eingehende Schilderung von *Helix*). Ueber den Verlauf der Nerven siehe bei Uebersicht.

Enteroderm.

Zu unterscheiden ist zwischen dem Enteroderm des Magens, des Dünndarms und der Leber. Im Magen und im Dünndarm finden sich Nährzellen und, vor allem im Magen, auch Schleimzellen (?) vor. Der Leber kommen zwei Arten von Zellen zu, von denen die eine als Leberzellen, die anderen als Kalkzellen (?), zu bezeichnen sind.

Nährzellen. Die Nährzellen des Magens entbehren der Wimpern. Ihre Form ist meist eine regelmässig cylindrische, kann aber durch reichliches Auftreten von Körnern im Innern leicht geschwellt werden. Das Sarc ist längsfädig struiert. Beim Auftreten der erwähnten Körner bilden die Fäden eine Art Membran und erscheinen nur basal und distal dicht geordnet. Der helle Kern liegt mittelständig und zeigt einen kleinen Nucleolus. Zwischen den Zellen, im Umkreis der glatt abgestutzten Endfläche, treten Schlussleisten bei Eisenhämatoxylinschwärzung scharf hervor. Die Endfläche soll einen äusserst hinfälligen Stäbchenbesatz tragen, von dem gewöhnlich nichts zu sehen ist. Die im Sarc eingelagerten Körner haben eine gelblichgrüne Farbe und sind von verschiedener, zum Teil nicht unbeträchtlicher, Grösse. Sie nehmen übrigens nicht selten blaue Farbstoffe an,

schwärzen sich auch mit Eisenhämatoxylin und zeigen dann Bläschenform, oft auch körnigen Zerfall. Es sind jedenfalls Exkretkörner.

Zwischen den Nährzellen kommen schlank ellipsoide oder gelegentlich dick geschwellte Zellen vor, die das ganze Epithel durchsetzen und basal im verschmächtigten Ende den Kern enthalten. Das Sarc ist von feinen, nur schwach bläulich sich färbenden, Körnchen ganz erfüllt. Wahrscheinlich sind diese Zellen als Drüsenzellen (Schleimzellen (?)) zu deuten.

Im Dünndarm sind die Nährzellen durchschnittlich von grösserer Länge und mit Wimpern ausgestattet. Sie zeigen dieselben Körner, wie im Magen; die Fäden, welche in Verlängerung der Wimpern im distalen Sarc liegen (Wimperwurzeln), scheinen sich wie bei *Anodonta* zu einem Fadenkonus zu sammeln, der einseitig verstreicht (siehe bei *Anodonta* Näheres). An der Basis der langen Wimpern liegen Basalkörner. Indem Längsstreifen höherer und niederer Zellen miteinander abwechseln, kommt es zur Bildung von Längsfalten, die besonders im Anfangsstück des Dünndarms (sog. Duodenum) scharf hervortreten. Auch im Dünndarm finden sich die vom Magen erwähnten fraglichen Schleimzellen.

Leberzellen. Die Leberröhren bestehen vorwiegend aus den Leberzellen (Fig. 453), welche von cylindrischer Gestalt, mit abgerundetem distalem Ende, sind. Der Kern liegt zwischen Basis und Zellmitte in wechselnder Höhe. Das Sarc ist meist von färbbaren Körnern derart erfüllt, dass eine Gerüststruktur nur als Maschenwerk undeutlich hervortritt; das basale, an Körnern ärmere, Ende zeigt manchmal Andeutungen einer Längsstreifung. Von Körnern giebt es zwei Arten. Die einen, in überwiegender Menge vorhandenen, färben sich mit Eosin, sind von gleichmässiger Grösse und als Leberkörner zu bezeichnen. Die andern gleichen völlig den im Magen und Dünndarm nachweisbaren und dürften also Exkretkörner vorstellen. Sie haben verschiedene Grösse, sind gelbgrün gefärbt und neigen zu granulärem Zerfall, bilden dann gelegentlich einzelne grössere Ballen von unregelmässigen Konturen. Sie verhalten sich dann auch nicht ablehnend gegen Farbstoffe und manchmal sind zwischen den rot gefärbten Leberkörnern zahlreiche, durch Hämatoxylin intensiv blau gefärbte, Körnchen vorhanden, die sich von zerfallenden Exkretkörnern ableiten. Da das Mengenverhältnis beider Körnerarten stark schwanken kann, so ist die Deutung der Bilder oft eine schwierige.

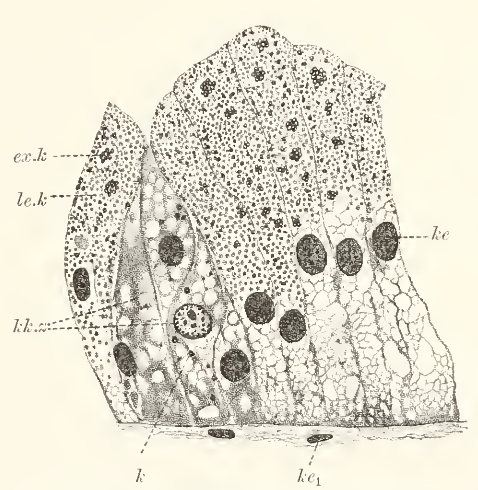


Fig. 453. *Chiton siculus*, Stück eines Leberrohrs. *ke* Kern der Leberzellen, ke_1 Kern des Bindegewebes, *ex.k* Exkretkörner, *le.k* Leberkörner, *kk.z* Kalkzellen, *k* Kalkkörner (?)

Kalkzellen(?). Zwischen Gruppen von Leberzellen finden sich einzelne oder in geringer Anzahl zusammengedrängte Zellen von plumper Form, meist mit breiter Basis und schmälerem distalem Ende, welche niedriger als die Leberzellen sind. Sie scheinen nicht immer das Lumen der Acini zu erreichen. Das Sarc dieser oft umfangreichen, gelegentlich aber auch schlanken, Zellen, färbt sich mit Hämatoxylin im allgemeinen stark und enthält Körner oder Schollen von verschiedenem Aussehen in sehr verschiedener Menge eingelagert. Der Kern ist gross, oft unregelmässig gestaltet und reich an Mitom, enthält auch einen grossen Nucleolus. Er ist oft im dunklen Sarc nicht zu unterscheiden. Die körnigen Einlagerungen sind entweder relativ klein und färben sich mit Hämatoxylin intensiv blau; oder sie erscheinen bläschenartig und erreichen dann beträchtliche Grösse. Das Innere scheint dann eine Vacuole einzunehmen, die dem Korn intensiven Glanz verleiht. Die Deutung dieser Körner als kalkbildende Chondren stützt sich auf das Vorkommen gleichbeschaffener Körner in den Kalkzellen der *Helix*leber (siehe dort Weiteres).

Muskulatur.

Ueber die feinere Struktur der Muskelzellen ist nicht viel auszusagen. Die langen Fasern sind Bündel von Myofibrillen ohne innere Sarcaxe. Der längliche Kern liegt der Faser dicht angepresst. Die Fasern der lateropedalen Muskeln lösen sich, besonders deutlich an den der Kriechfläche zustrebenden Enden, in dünne Endzweige auf, die an günstigen Präparaten durch die Grenzlamelle hindurch ins Epiderm zu verfolgen sind, wo sie zwischen den Deckzellen enden. Auch die entgegengesetzten, der Schale zugewendeten, Enden verzweigen sich und das Gleiche gilt, wie es scheint, für alle an die Schale oder Stacheln herantretenden Muskelfasern. Die Bedeutung der Skeletstücke liegt nicht allein im Schutz, den sie dem Tier gewähren, sondern auch in der Schaffung solider Insertionspunkte für die Muskulatur. Speziell sind es die Faserplatten und die deutlich faserig struierten Schuppenstacheln, an deren Basalfläche Muskeln herantreten. Ob die Muskelfaserenden hier auch die Grenzlamelle durchsetzen und direkt bis zu den Skeletstücken verlaufen, wie es z. B. beim Schalenmuskel der Lamellibranchier so deutlich hervortritt, konnte nicht mit Sicherheit erkannt werden.

Bindegewebe.

Das Bindegewebe ist spärlich entwickelt. Am besten studiert man es innerhalb der Muskulatur des Fusses und des Gürtels, wo es ein Fasergewebe bildet. Man sieht feine, gewunden verlaufende und sich durchflechtende, Bindefibrillen, die nach allen Richtungen orientiert sind und die einzelnen Muskelfasern streckenweis begleiten. Sie liegen in einer helleren spärlich entwickelten Grundsubstanz, die wie ein Kitt erscheint. In anderen Fällen sind Fibrillen überhaupt nicht deutlich zu erkennen und nur dünne Lamellen von Grundsubstanz vorhanden, die die Muskelfasern umscheiden. Von den zugehörigen Zellen sind meist nur die sehr verschieden gestalteten Kerne, deren Form sich der Umgebung anpasst, nachweisbar; meist sind sie länglich ausgezogen und gekrümmt, oft stark abgeplattet. Dagegen kommt bei

Eisenhämatoxylinfärbung in der hier nur gelblich getönten Bindesubstanz ein zartes Maschenwerk zum Vorschein, das seiner Färbbarkeit wegen plasmatisch sein dürfte und wohl die fein verzweigten Zellfortsätze repräsentiert.

Derbere Bindesubstanzbildungen sind die Grenzlamellen, wie sie überall unter dem Epiderm, in Umgebung der Markstämme, am Darm, an den Nierenkanälen und am Gonocöl vorkommen. Auch die Muskulatur des Darmes und Gonocöls wird von Bindegewebe der beschriebenen Art umscheidet, und ebenso werden die verschiedenen Darmschlingen und Nephridialkanäle durch bindegewebige Züge verbunden, in denen allerorts Körnerzellen (siehe unten) vorkommen.

Die in der Uebersicht erwähnten Sinus, Lakunen und Gefässe sind nichts als Spalten im Füllgewebe, ohne Endothelauskleidung. Die Gefässe sind durch Grenzlamellen mehr oder weniger deutlich abgegrenzt. In allen drei Hohlraumsystemen finden sich Blutgerinnsel und Lymphzellen, welch letztere von geringer Grösse sind und ein dichtes Sarc, das die Fähigkeit amöboider Bewegung besitzt, sowie einen dunkel färbbaren Kern, zeigen.

Speicherzellen. In der Muskulatur des Fusses, in Umgebung der grossen Gefässe, der Nierenkanäle und des Gonocöls enthält das lockere spärliche Bindegewebe eine Menge runder Zellen von nicht geringer Grösse, die mit Körnern reichlich beladen sind. Die durchwegs gleichgrossen Körner verteilen sich in den Maschen eines lockeren Gerüsts. Sie zeigen eine schwach gelbliche oder auch dunklere Eigenfärbung; durch Eosin und Eisenhämatoxylin werden sie intensiv gefärbt. Daneben kommen auch grössere, weniger regelmässig geformte, Ballen vor, die sich mit Osmiumsäure bräunen, daher wohl Fett enthalten dürften. Ob die Fettkörner von den eosinophilen Körnern stammen, bleibt fraglich. Der Kern liegt wandständig, färbt sich dunkel und enthält einen Nucleolus.

Pigmentzellen. Vereinzelt finden sich im Bindegewebe verästelte Zellen, welche glänzende gelbbraune Körner enthalten und als Pigmentzellen aufzufassen sind.

Niere.

Das Epithel der Nierenkanäle besteht aus grossen, etwa kubischen, Zellen, deren Sarc von lockerer vacuolärer Beschaffenheit und nur basal in der Umgebung des runden Kernes etwas dichter struiert ist. Das Aussehen der Zellen wechselt sehr, je nach dem Mangel oder Vorhandensein von Exkretstoffen. Man findet weisse glänzende Kugeln verschiedener Grösse, die wohl Harnsäure enthalten; auch gelbliche Körner finden sich vor und werden, gleich den glänzenden Kugeln, ins Lumen ausgestossen. Wimperung oder Stäbchenbesatz fehlt.

Gonade.

Zur genaueren Besprechung kommt nur die weibliche Gonade. Ueber die formale Ausbildung der Genitalhöhle wurde in der Uebersicht berichtet. Die kleinen Ureier (Fig. 454) finden sich nicht auf den Längsfalten, sondern allein zwischen diesen, und liegen subepithelial, das Endothel gegen innen vorbuchtend. Nach Haller gehen sie aus Cölothelzellen hervor, unterscheiden sich aber bald scharf von diesen.

Sie sind abgerundet geformt und besitzen einen grossen bläschenförmigen Kern und dunkel färbbares dichtes Sarc. Die Verlagerung der heranwachsenden Eizellen auf die Falten ist eine sekundäre. Sie

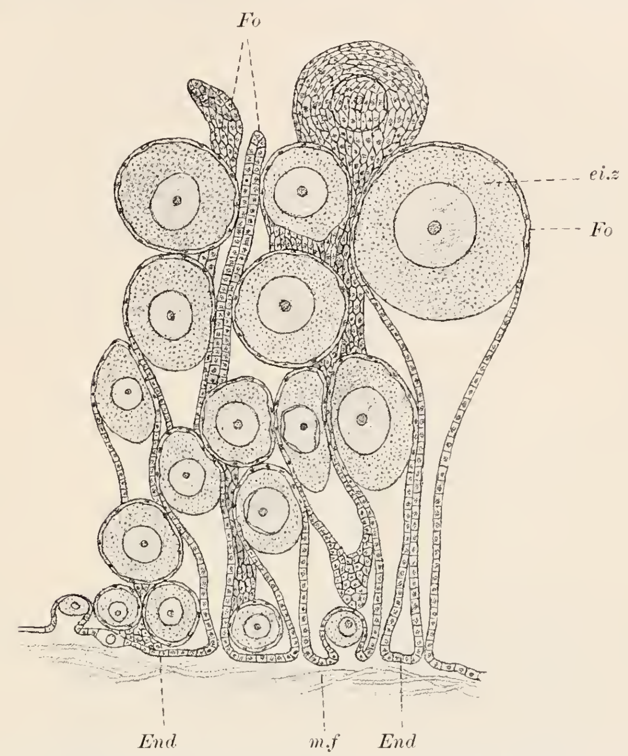


Fig. 454. *Chiton sp.*, Stück des Gonocöls, nach B. HALLER. *ei.z* Eizelle, *Fo* ollikel, *m.f* Muskelfasern, *End* Endothel des Gonocöls (links ist eine Keimzelle im Endothel dargestellt).

nehmen dabei gestreckte kolbige Gestalt an; das geschwellte Ende hängt in das Gonocöl hinein, während der schlanke basale Sockel der Grenzlamelle ansitzt. Jede Eizelle ist von einem dünnen Follikelepithel eingehüllt, das sich ebenfalls vom Cölothel ableitet.

Im Wachstum der Eizellen kann man zwei Perioden unterscheiden. Zunächst (Ureier) ist das Sarc dicht und färbt sich intensiv mit Hämatoxylin. Bei zunehmender Grösse lockert es sich mehr und mehr auf und erscheint dann aus dunklen, vom Hämatoxylin gefärbten, dicht struierten und aus hellen, gleichmässig wabigen, Partien, die sich scharf von einander abgrenzen, gebildet. Aus dem dunklen Sarc entwickeln sich die Dotterkörner; die Färbbarkeit des Sarcs beruht jedenfalls auf der Anwesenheit der jungen Lecithochondren, die bei der Reife jedoch acidophil werden. Ihr Wachstum fällt in die zweite Periode (Muttereier), in der eine weitere beträchtliche Vergrösserung der Eizelle statthat. Dabei erscheint die Ernährung der Muttereier durch das Follikelepithel auf eigentümliche Weise vermittelt. Das Follikelepithel hat bis zur zweiten Wachstumsperiode sein Aussehen nicht verändert; es besteht von Anfang an aus platten kleinen Zellen mit dunklem kompaktem Kern und unterscheidet sich dadurch

vom Cölothel, das von grösseren kubischen Zellen, die von eosinophilen Dotterkörnern erfüllt sind und daher Dotterzellen genannt werden können, gebildet wird. Die Follikelzellen ziehen sich während der Muttereiperiode in lange dünne Röhrchen (sog. Stacheln) aus, wobei das Sarc in eine homogene chitinartige Substanz verwandelt wird und die zunächst noch nachweisbaren Kerne später degenerieren. Die Eizelle erscheint dann überzogen von einer, entsprechend den Zellterritorien, gefelderten Haut (Chorion); von jedem Feld erhebt sich eine Röhre, von deren hohler Beschaffenheit man sich besonders bei Eisenhämatoxylinschwärzung gut überzeugen kann und die am Ende in vier peripher gestellte, zinnenartige Höcker, zwischen welchen eine mittlere Grube, wahrscheinlich ein Porus, vorhanden ist, auslaufen. Der Art nach, wie sich die Röhren an die Dotterzellen anlegen, gewinnt man den Eindruck, als würden durch sie Nährstoffe der Eizelle zugeführt. — Auf die weiteren Entwicklungsvorgänge kann hier nicht eingegangen werden.

XIV. Mollusca. B. Lamellibranchia.

Anodonta mutabilis Cless.

Uebersicht.

Instruktiv ist der Querschnitt durch die Nierenregion (Fig. 455) einer kleinen, etwa 2—3 cm langen, *Anodonta*, die in Perenyi'scher Flüssigkeit konserviert, entkalkt und dann mit der Schale geschnitten wurde. Der seitlich stark abgeplattete Körper besteht aus dem Fusse, dem Eingeweidesacke, den Mantelfalten und den Kiemen. Der Fuss bildet die Hauptmasse des Körpers; er beginnt dorsal breit am Eingeweidesacke und läuft ventral in eine abgerundete Kante aus. Die Figur stellt einen weit rückwärts, nahe dem hinteren Fussende, geführten Schnitt vor, weshalb die Verbindung zum Eingeweidesacke nur eine schmale ist; die breite ventrale Endigung erklärt sich durch Kontraktion. Im Fuss sind, im Gegensatz zu *Chiton*, auch Eingeweide eingelagert: der Dünndarm und die Gonaden. Im Eingeweidesacke finden sich auf dem Schnitte nur der Enddarm, der eine Strecke weit innerhalb des Herzens verläuft, ferner die Vorhöfe und das Perikard, die Nieren und die cerebro-visceralen Konnektive. Die Form des Eingeweidesackes ist etwa eine quadratische. Seine dorsale, in der Mitte faltenartig (Ligamentfalte) sich erhebende, Fläche bildet einen Teil des Mantels. Da man Eingeweidesack und Fuss insgesamt den Kiemen und Mantelfalten als Rumpf gegenüber stellen kann, ist die dorsale Fläche als Rumpffläche des Mantels von der übrigen Mantelregion, die der Mantelfalte angehört (Faltenfläche) zu unterscheiden.

Die Mantelfalten entspringen an den dorsolateralen Kanten des Eingeweidesackes. Sie reichen ventralwärts, bei Kontraktion des Fusses, bis über die Fusskante vor, sind von geringer Dicke und schwellen nur am freien Rande zur breiten Faltenkante an. Die Kantenfläche zeigt ein mannigfaltiges Aussehen. Sie ist fein längsgefaltet, doch ist nur eine Furche konstant, an deren Boden der

Rand der Mantelfläche durch eine wulstartige Verdickung des Mantelepithels (Randwulst Fig. 456) gekennzeichnet wird. Mit der Mantelkante von *Chiton* ist nur der lateral vom Randwulst gelegene Teil

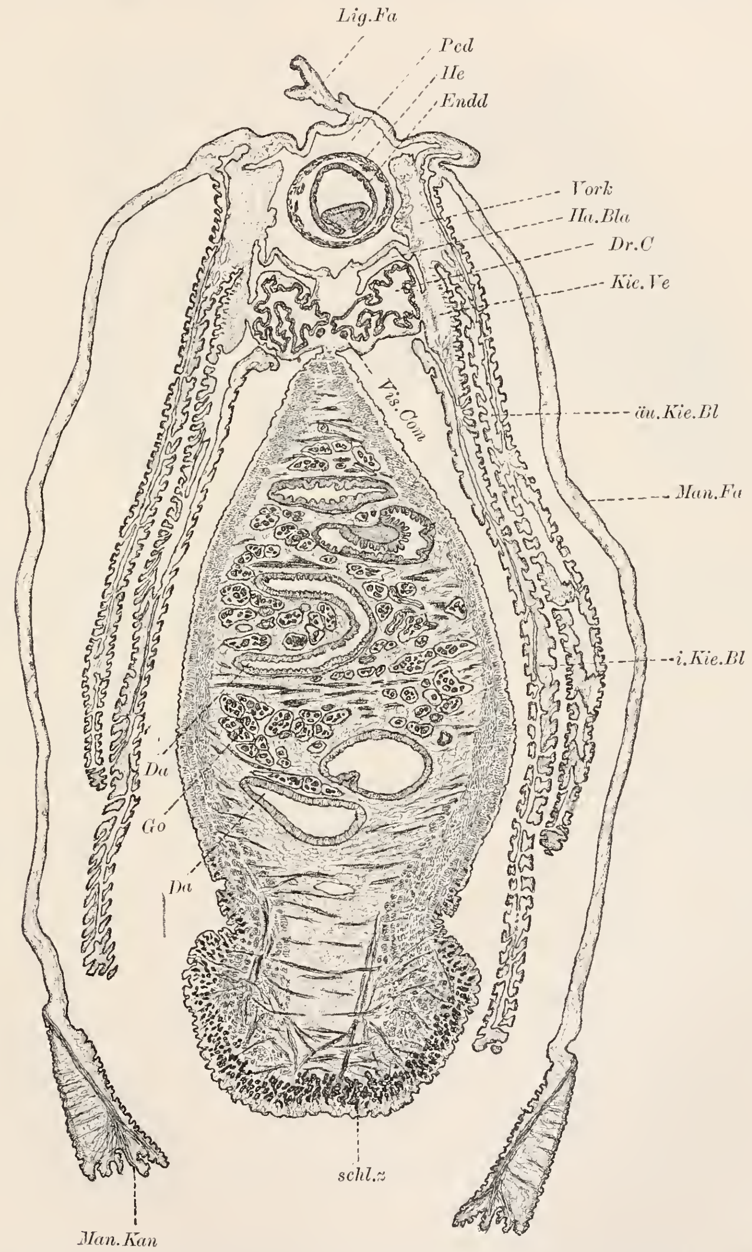


Fig. 455. *Anodonta mutabilis*, Querschnitt. *Lig.Fa* Ligamentfalte, *Man.Fa* Mantelfalte, *Man.kan* Mantelkante, *äu.* und *i.Kie.Bl* äusseres und inneres Kiemenblatt, *Da* Mitteldarm, *Endd* Enddarm, *He* Herz, *Vork* Vorkammer, *Kie.Ve* Kiemenvene, *Vis.Com* Visceralcommissur, *Ha.Bla* Harnblase, *Dr.C* Drüsenkanal des Nephridiums, *Go* Gonade, *schl.z* Schleimzellen, *Pcd* Pericard.

der Faltenkante zu vergleichen; der mediale Teil entspricht eher der Gürtelfläche, welche bei *Chiton* Stacheln bildet, bei *Anodonta* und den übrigen Lamellibranchiern jedoch keine Skeletteile erzeugt. Die

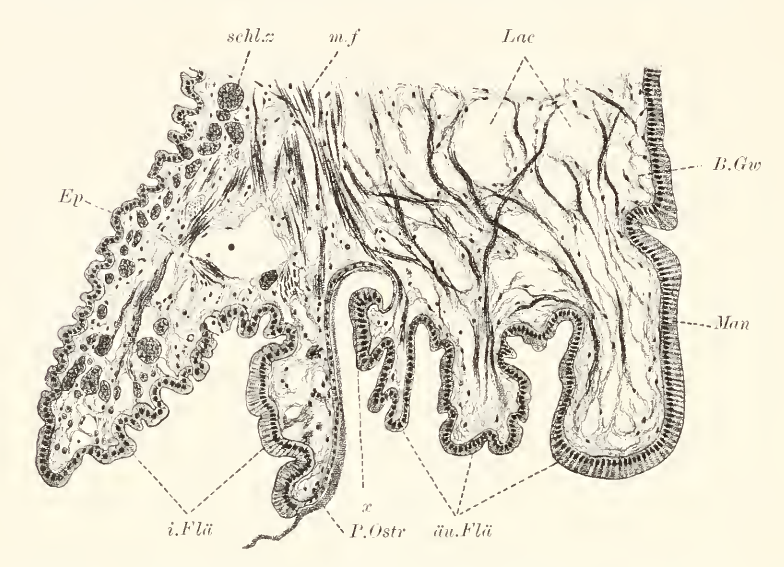


Fig. 456. *Anodonta mutabilis*, Schnitt durch die Mantelfaltenkante. *Man* Mantelepithel, *äu.Flä* äussere Kantenfläche, abschliessend mit dem Randwulst *x*, welcher das Periostracum (*P.Ostr*) bildet, *i.Flä* innere Kantenfläche (Gürtelteil), übergehend in das Epiderm der Kiemenhöhle (*Ep*), *B.Gw* Bindegewebe, *Lac* Lakunen, *m.f* Kantenmuskelfasern, *schl.z* Schleimzellen.

mediale Fläche der Mantelfalte begrenzt die Kiemenhöhle. Man hat sich vorzustellen, dass die Uebergangsstelle von Rumpf und Gürtel (*Chiton*), deren mediale Fläche die Kiemenhöhle begrenzt, bei den Lamellibranchiern enorm vergrössert ist.

Das Produkt der gesamten Mantelfläche ist die Schale. Sie gliedert sich in das mittlere Ligament, das von der Ligamentfalte des Rumpfes gebildet wird, und in die rechte und linke Klappe, die von den entsprechenden Seitenflächen der Mantelfalten stammen. Der Dicke nach besteht die Schale aus drei Lagen. Die äussere ist dünn und stellt eine echte Cuticularbildung vor (Periostracum). Die mittlere ist am Ligament und gegen den Schalenrand hin von geringer, im übrigen Bereiche von beträchtlicher, Dicke; sie wird von Kalkprismen gebildet (Prismenlage). Die innere, dickste Lage, die nur gegen den Schalenrand hin sich verdünnt (Perlmutterlage), ist am Ligament kalkarm, dagegen reich an organischer Substanz, und bildet hier das elastische Band desselben. Die innerste Zone der Perlmutterlage unmittelbar neben dem Bande repräsentiert die schwach entwickelte Zahnleiste. Ueber den Zusammenhang von Schale und Mantel siehe unten.

Von jeder Seitenfläche des Eingeweidesackes entspringt eine Kieme, welche in die Kiemenhöhle zu liegen kommt. Die Kiemenhöhlen werden innen von den Seitenflächen des Fusses, aussen von den medialen Flächen der Mantelfalten, begrenzt. Jede Kieme besteht aus zwei Blättern, die dicht nebeneinander entspringen, bis fast an die

Fusskante herabreichen und sich am freien Rande wieder dorsalwärts umschlagen, derart von zwei Lamellen, einer absteigenden und aufsteigenden, gebildet werden. Die aufsteigende Lamelle des äusseren (lateralen) Blattes liegt lateral von der absteigenden und verwächst dorsal mit dem Eingeweidesack; bei dem inneren (medialen) Blatte liegt sie medial von der absteigenden Lamelle und verwächst nur ganz vorn und hinter dem Fusse, im ersteren Falle mit dem Eingeweidesacke, im letzteren mit der entsprechenden Lamelle der Gegenseite (Abtrennung der Kloakenhöhle von der Kiemenhöhle). Zwischen beiden Verwachsungsstreifen endet sie frei neben der Ursprungsstelle des Fusses (Kiemenschlitz).

Gleich den Mantelfalten besteht jede Kiemenlamelle aus zwei Epidermschichten, zwischen denen Füllgewebe liegt. Im einzelnen ist der Bau der Kiemenlamellen ein komplizierter. Jede Lamelle wird von dicht nebeneinander gestellten, aufrechten, schmalen Filamenten gebildet, die auf der freien Fläche der Lamelle ein spezifisches Wimperepithel tragen und hier von festen Skeletstäben (Kiemenstäbe) gestützt werden, auf der anderen Fläche aber, welche der zweiten Lamelle des gleichen Blattes zugewendet ist, durch Brücken mit den benachbarten Filamenten (interfilamentäre Verbindungen), sowie auch mit den Filamenten der anderen Lamelle (interfoliäre Verbindungen) zusammenhängen. Derart findet sich zwischen den beiden Lamellen eines Blattes kein einheitlicher, sondern von Querbalken durchsetzter, Hohlraum (innerer Kiemenraum); nur an der Basis jedes Blattes ist er erweitert und von Brücken frei (Kiemengänge).

Der ganze Querschnitt des Tieres wird aussen von einem einschichtigen Epiderm überzogen, das je nach der Körperregion ein verschiedenes Aussehen aufweist.

Vom Nervensystem sind nur die zwei Cerebro-Visceralkonnektive getroffen, welche die Schlundganglien mit den nahe am After gelegenen Visceralganglien verbinden. Angeschnittene Nerven, die man nicht selten wahrnimmt, stammen von den letzteren Ganglien ab, welche die Eingeweide, den hinteren Mantelteil und die Kiemen innervieren.

Das Enteron liegt in mehreren Anschnitten vor, die sich auf Dünndarm und Enddarm verteilen. Der Dünndarm verläuft in regelmässigen Windungen im Füllgewebe des Fusses; er ist stellenweis längs oder schräg getroffen. Im Eingeweidesacke, und zwar innerhalb des Herzens, verläuft der quergetroffene Enddarm. Alle Abschnitte gleichen sich strukturell; das hohe Enteroderm bildet einseitig eine Längsfalte (Typhlosolis), die von Bindegewebe gestützt wird; ausserdem ist es in zarte, bei Anfüllung des Darms verstreichende, Falten gelegt, die am Dünndarm, wie es scheint, vorwiegend longitudinal verlaufen. Die paarige Leber ist nicht getroffen; sie liegt in der vorderen Region des Eingeweidesackes, neben dem Magen, in welchen sie beiderseits einmündet.

Das Mesoderm besteht aus mächtig entwickeltem Füllgewebe, aus der paarigen Niere und aus Cölarräumen von geringem Umfang, dem Perikard (Cardiocöl) und den engen Gonadenschläuchen, die sich in Menge im Fuss verteilen. Eine Ektopleura findet sich in den Mantelfalten und bildet ausserdem die beiden mächtigen Schliessmuskeln der Schale, die vorn und hinten den Eingeweidesack quer

durchsetzen und auf dem dargestellten Schnitte nicht getroffen sind. Die Faltenmuskeln finden sich vorwiegend nahe der Faltenkante: zu erwähnen ist besonders der sog. Kantenmuskel, der vom Gürtelteil der Faltenkante schräg aufsteigend zur Mantelfläche führt und dessen Enden hier direkt an der Schale inserieren (Mantellinie der Schale). Andere feinere Muskelbündel verlaufen transversal oder schräg von einer Faltenfläche zur anderen. Im Fusse fehlt die Ektopleura vollständig. Man trifft hier jederseits unter dem Epiderm, in mehrere Lagen geordnet, longitudinal und schräg nach abwärts verlaufende Fasern, die sich gegen das Vorder- und Hinterende des Fusses hin zu vier mehr oder weniger steil aufsteigenden Muskeln sammeln, die insgesamt den Lateropedalmuskeln von *Chiton* oder der transversalen Muskulatur der Polychäten entsprechen. Man unterscheidet drei vordere Muskeln: Protraktor, Retraktor und Levator pedis, und einen hinteren Retraktor. Während die ventralen Abschnitte dieser Muskeln sich in Bündeln aufgelöst im Bindegewebe des Fusses verteilen, sind die dorsalen Abschnitte kompakte Massen, die mit dichtem Kopfe direkt an der Schale inserieren. Eine besondere Muskelart stellen transversal verlaufende Bündel dar, welche die beiden Seitenflächen des Fusses miteinander verbinden (Transversalmuskeln des Fusses).

Als Entopleura sind dünne Muskelschichten am Enteron zu bezeichnen, die am kräftigsten am Enddarm ausgebildet sind. Man unterscheidet hier eine innere Längs- und äussere Ringmuskellage, die auch in die Typhlosolis eindringen, hier stark aufgelockert sind und weniger regelmässigen Verlauf der Fasern zeigen.

Zu erwähnen ist ferner die Muskulatur des Herzens, der Vorhöfe und Gefässe (Vasopleura), sowie der Genitalschläuche und Genitaldukte (Gonopleura).

Das Perikard (Cardiocöl) bildet einen weiten Raum, welcher die obere Hälfte des Eingeweidesackes fast ganz einnimmt, in den das Herz nebst den Vorhöfen eingelagert ist, sowie die Nephrostomen einmünden (siehe unten).

Die Gonaden sind paarige Bildungen und liegen im Bindegewebe der oberen Fusshälfte. Es sind enge verästelte Schläuche, in deren Wand die Genitalzellen entstehen; sie münden in wimpernde Ausführungsgänge, die sich zu zwei kurzen Genitalgängen sammeln und an der Grenze von Fuss und Eingeweidesack, im vorderen Bereiche des inneren Kiemenganges, dicht unter dem Nephroporus, ausmünden.

Unter dem Perikard liegen im Eingeweidesacke die paarigen Nieren (Bojanus'sches Organ). Jede Niere bildet einen schleifenförmigen Kanal, dessen zwei Schenkel in der Längsrichtung des Tieres verlaufen. Der untere Schenkel mündet mit einem wimpernden Nephrostom ganz vorn in das Perikard; der obere mit dem Nephroporus, der dicht neben und über der Genitalöffnung im inneren Kiemengange gelegen ist, nach aussen. Der absteigende Ausführgang überkreuzt den aufsteigenden Anfangskanal. Während der obere dünnwandige Schenkel einen platten, aber umfangreichen, Sack bildet, der mit dem der Gegenseite in weiter Ausdehnung verschmilzt (Harnblase), ist der untere, mit dickerer Wandung versehene, Drüsenkanal, durch reiche Faltenbildung des Epithels stark eingeengt und bleibt von dem der Gegenseite gesondert.

Vom Blutgefässsystem sind auf dem Schnitte nachweisbar:

das Herz, die Vorhöfe, die Kiemenarterien und -venen, der Sinus venosus und eine Menge von Blutlakunen, die sich überall im Bindegewebe verteilen. Das Herz bildet eine langgestreckte, doppelwandige Röhre, welche innerhalb des Perikards liegt, von diesem durch ein Endothel gesondert, und den Enddarm eine Strecke weit umschliesst. Die innere Wand der Röhre (Innenwand des Herzens) ist sehr zart, die äussere (Aussenwand des Herzens) dagegen stark verdickt, von lose angeordneter Muskulatur gebildet. Die eigentümliche Form des Herzens lässt sich phylogenetisch durch Umwachsung des Rektums von der dorsalen Seite her erklären; bei *Nucula, Arca* und anderen Lamellibranchiern liegt das Herz dorsal dem Enddarm auf. Es setzt sich nach vorn und hinten in eine Aorta fort, von denen die vordere über, die hintere unter dem Rektum verläuft. Erstere versorgt die inneren Organe, letztere die Mantelfalten mit Blut; beide zweigen sich in Arterien auf, die sich in das Lakunensystem des Körpers, das überall im Bindegewebe entwickelt ist, öffnen. Aus dem Lakunensystem sammelt sich das Blut in der Hauptsache in dem weiten Sinus venosus, der unter dem Perikard, zwischen den Nieren, gelegen ist. Vom Sinus aus verbreitet es sich in einem dichten Lakunensystem an den Nieren und gelangt von hier aus in die Kiemenarterien, welche an der Basis der Kiemen entlang laufen und das Blut an die Kiemen abgeben (zuführende Kiemengefässe); hier wird es arteriell und sammelt sich vermittelst abführender Gefässe in den Kiemenvenen, die parallel zu den Arterien verlaufen und in die Vorhöfe einmünden. Ein Teil des Blutes gelangt aus dem Sinus venosus direkt in die Kiemenarterien; die Lakunen, welche sich unter dem Mantel ausbreiten, münden direkt in die Vorhöfe.

Das Bindegewebe füllt alle Räume zwischen den Organen aus. Es wird durch die eingelagerten Lakunen und Leydig'schen Zellen stark aufgelockert und erscheint nur in Umgebung der Organe zu straffen Grenzlamellen und in den Muskelbündeln zu faserigem Gewebe verfestigt.

Epiderm.

Die Ausbildung des Epiderms ist eine überaus mannigfaltige. Wir haben vor allem zu unterscheiden zwischen dem Mantelepithel, das die Schale bildet, und dem wimpernden, nicht schalenbildenden, Epithel, das wieder an den Kiemen Besonderheiten zeigt. Wir bezeichnen das Epithel des Fusses und der inneren Mantelfaltenfläche als Flächenepithel, das der Kiemen als Kiemenepithel. Zunächst sei das Erstere betrachtet.

A. Flächenepithel (Fig. 457). Dieses wird von Deck- und Schleimzellen gebildet.

Deckzellen. Die Deckzellen sind ganz im allgemeinen cylindrische Elemente, mit einem Cuticularsaum und mit Wimperbesatz. Das Sarc ist längsfädig struiert, doch wird die Gerüststruktur durch helle kanälchenartige Räume, die von flüssiger Zwischensubstanz erfüllt sind, oft stark aufgelockert. Intercellularräume sind fast immer stark entwickelt und werden von feinen Brücken durchsetzt. Sie sind distal durch Schlussleisten abgeschlossen, können aber nach aussen ausmünden. Die Zellen tragen einen hinfälligen Wimperbesatz; die Wimpern werden dicht über der Basis durch einen feinen Cuticularsaum verbunden. An der Wimperbasis finden sich

Basalkörner, die bei gelungener Schwärzung scharf hervortreten. Die Kerne sind ellipsoid geformt und enthalten neben mässig viel Nucleom einen Nucleolus.

Die Abgrenzung des Epiderms gegen das Bindegewebe ist oft eine unscharfe. Die dünnen Enden der transversal verlaufenden, sich peripheriewärts pinselförmig auflösenden, Muskelfasern dringen zwischen die Deckzellen ein und verstreichen hier, von einem zarten Ueberzug von Bindesubstanz bekleidet. Lymphzellen findet man nicht selten in den Intercellularlücken, die dann beträchtlich erweitert sind; sie können durch Auseinanderweichen der Schlussleistenhälften ganz nach aussen gelangen. Infolge dieser lockeren Beschaffenheit des Epiderms ist die Erhaltung desselben an den Präparaten oft eine ungenügende.

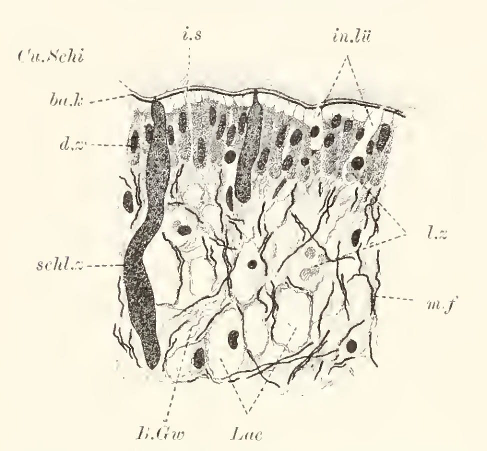


Fig. 457. *Anodonta mutabilis*, Fussepiderm. *d.z* Deckzellen, *ba.k* Basalkörner, *Cu.Schi* Cuticularschicht, *i.s* Innensaum, *in.lü* Intercellularlücken, *l.z* Lymphzellen, *m.f* Muskelfasern, *B.Gw* Bindegewebe, *Lac* Lacunen.

Schleimzellen. Schleimzellen kommen überall vereinzelt vor, sind vor allem aber an der Fusskante und an der Gürtelregion der Mantelfalte, also an der medialen Partie der Faltenkante, sowie ausserdem an der benachbarten Region der medialen Faltenfläche, entwickelt. Während sie im dorsalen Bereiche des Flächenepithels euepithelial liegen, finden sich ventral im Epiderm nur die Endabschnitte und die Zellen sind im übrigen ins Bindegewebe eingesenkt. Sie haben hier Flaschenform und erreichen an der Fusskante ansehnliche Länge. Hier ordnen sie sich zu Packeten an, die tief ins Fussinnere hineinhängen. Das Sekret erscheint bald körnig, bald verquollen; es färbt sich mit Toluoidin blau mit einem Stich ins Rötliche. Der Kern findet sich im basalen angeschwollenen Zellende. — Eosinophile Drüsenzellen fehlen durchaus.

B. Kiemenepithel. Das Kiemenepithel ist dem Flächenepithel aufs innigste verwandt, und enthält auch Schleimzellen, die aber immer euepithelial liegen, eiförmig sind und sich auf bestimmte Stellen beschränken. Sie finden sich nur einzeln verstreut am Innenepithel jeder Lamelle und ausserdem gruppenweise an den Seitenflächen jedes Filaments und zwar dort, wo im Bindegewebe dicht unter dem Epithel die Kiemenstäbe gelegen sind (Drüsenstreifen). Die Deckzellen zeigen nur am Uebergang der seitlichen Filamentflächen in die äusseren Besonderheiten. Jederseits, unmittelbar an der Kante, ist hier ein einfacher Zellstreifen gelegen, dessen Zellen, bei unveränderter Länge gegenüber den anstossenden Elementen, so schmal sind, dass ihre verhältnismässig kleinen länglichen Kerne in verschiedener Höhe liegen. Dabei sind die Zellen nur entsprechend der Längsachse des Filaments verschmälert und ihre Endflächen erscheinen daher, bei Flächenbetrachtung des Filaments, als schmale quergestellte Streifen, die insgesamt

sehr regelmässig nebeneinander stehen. Die Zellen bilden im distalen Abschnitt schmale Blättchen, die deutlich längsfädig struiert sind, mit dunklem, von Basalkörnern gebildetem, Strich abschliessen und je ein langes Wimperblättchen tragen, das gegen die Kiemenhöhle hin gewendet ist. Nur durch eine Zellreihe getrennt, deren Kerne distal liegen, folgt an der Seitenfläche des Filaments ein zweiter breiterer, von etwa fünf Zellen gebildeter, markanter Streifen, dessen Zellen, im Gegensatz zu denen des ersteren Streifens, in der Längsrichtung des Filaments lang ausgezogen, im übrigen aber gleich beschaffen, sind. Die von ihnen entspringenden Wimpern sind nicht in Blättchen, sondern lose oder in dünnen Bündeln, angeordnet und stehen nicht in direkter Verlängerung der Zellen, sondern in einem Winkel dazu gegen die Kiemenhöhle gewendet.

C. Mantelepithel. Hier sind überall nur Deckzellen vorhanden, die als Schalenbildner (Schalenzellen) zu bezeichnen sind, Sie zeigen an einigen Stellen Besonderheiten. Zunächst ist des Randwulstes zu gedenken, der an der Mantelkante liegt. Hier sind die Zellen ziemlich hoch, schmal cylindrisch und gegen die Grenze des Gürtelepithels, das unmittelbar anstossend auffallend niedrig ist, so dicht gedrängt, dass der Wulst den Eindruck eines Wachstumsherdes macht. Von hier aus erfolgt jedenfalls die Vergrösserung der Mantelfläche, die eine Vergrösserung der Schale zur Folge hat. Die Zellen des Wulstes sind nur Bildner des Periostracums, das von allen Schalenteilen zuerst entsteht. Bei *Arca* (Fig. 458) ist die Umbildung der distalen Zellenden in das Periostracum (Rawitz) gut zu beobachten; jede Zelle trägt einen hohen Stäbchensaum, dessen freies Ende sich cuticulaartig, im Zusammenhang mit den Endschichten der angrenzenden Säume, abhebt und derart zu einer Schicht des Periostracums wird. Jede solche Schicht entsteht also durch flächenhafte Verbindung von extracytären Fortsetzungen der Zellfäden, ganz so wie es für die Cuticula der Würmer und für den Krebspanzer beschrieben wurde (siehe auch bei *Chiton*). Man darf annehmen, dass auch an allen anderen Mantelstellen die Schalenbildung eine gleiche ist. Bei *Anodonta* ist übrigens die Bildung des Periostracums nicht so gut zu beobachten wie bei *Arca*; hier macht es sogar den Eindruck (Fig. 456) als ob das an den Randwulst angrenzende flache Gürtelepithel, das den Boden und die gegenüberliegende Seite an der erwähnten Furche einnimmt, Bildner des Periostracums wäre, weil letzteres den flachen Zellen gewöhnlich innig anliegt, vom Wulste dagegen abgehoben ist. Da aber eine Beziehung der flachen Zellen zum Periostracum nach Art der bei *Arca* konstatierten nicht festgestellt werden kann, so ist zweifellos die Anlagerung nur eine sekundäre. Müsste man doch auch andernfalls annehmen, dass die äussere Fläche des Periostracums im Bereich der Schale gerade der inneren an der

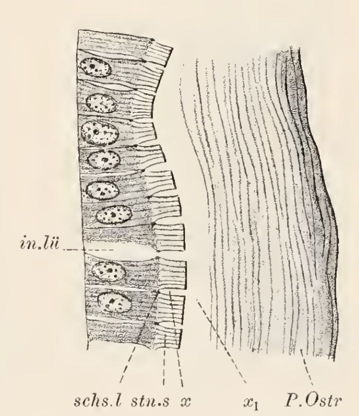


Fig. 458. *Arca noae*, Bildungszellen des Periostraeums. *in.lü* Intercellularlücken, *stn.s* Stäbchensaum, *x* Lücken dazwischen, x_1 Schrumpfungslücke, *schs.l* Schlussleiste, *P.Ostr* Periostracum.

Bildungsstätte entspräche, dass sich also das Periostracum verkehrt der Schale auflegte, was zu den Befunden an *Arca* in schroffem Widerspruch stünde.

Die in der Nähe des Wachstumsherdes gelegenen Schalenzellen sind verhältnismässig schlank und dicht struiert; die übrigen, bis auf die Ligamentzellen, die sich durch besondere Länge auszeichnen, sind von geringer Höhe und lockerer Struktur. Eine deutlich längsfädige Struktur tritt an den Zellen der Mantellinie und überhaupt an allen Muskelansätzen, also dort wo die Schliessmuskeln, die Pro- und Retraktoren und die Levatoren, an der Schale anheften, hervor. Die Muskelfaserenden inserieren zwischen den Zellen direkt an der innersten Schalenschicht, die noch nicht verkalkt ist und bei der Konservierung an den Zellen haften bleibt; die Faserenden müssen scharf von den eigentlichen Zellfäden, die weniger kräftig hervortreten, unterschieden werden. — Zwischen den Schalenzellen sind überall geräumige Intercellulärlücken, nirgends aber Drüsenzellen, entwickelt.

Fig. 459. *Anodonta mutabilis* jung, Querschnitt einer entkalkten Schale. *P.Ostr* Periostracum, *Pri* Prismenlage, *Perl* Perlmutterlage mit Conchyolinlamellen.

Die Bildung der eigentlichen Schale (Kalkschale, Ostracum Fig. 459), ist noch nicht völlig klar gelegt. Am besten bekannt ist die Bildung jener Stellen, welche über den Muskelansätzen (Schliessmuskel) liegen. Hier ist, in gleicher Weise, wie es für das Periostracum dargelegt wurde, festzustellen (F. Müller), dass die inneren Schichten der Perlmutterlage durch Umbildung eines Stäbchensaumes entstehen. Ferner zeigt sich am Ligament, wenigstens am sog. inneren Bande, eine deutlich fibrilläre Struktur. Die in Verlängerung der Zellfäden liegenden, wie bei *Chiton* (siehe dort) quergestreiften, Schalenfibrillen sind direkt von den ersteren abzuleiten. Die sonst überall in der Perlmutterlage nachweisbare Schichtung ergiebt sich durch flächenhafte Verklebung der Fibrillen untereinander, wofür ja die Querstreifung Vorstufe ist; sie prägt sich derart scharf aus, dass von der Faserung für gewöhnlich nichts zu erkennen ist. Die Schichten selbst lassen sich nach F. Müller in flächenhaft verlaufende Fasern auflösen, die keinesfalls eine primäre Struktur vorstellen. Wahrscheinlich ist die Entstehung der Perlmutterlage überall im wesentlichen die Gleiche. Man bezeichnet die Schichtlamellen der Perlmutterlage als Conchyolinlamellen; der Kalk kommt zwischen ihnen in noch nicht genau bekannter Weise zur Ablagerung. An der Innenfläche der Lamellen sieht man oft deutlich eine polygonale Felderung, die auf die Entstehung der einzelnen Territorien von je einer Zelle hinweist.

Die Prismenlage zeigt ein wesentlich anderes Aussehen. Hier unterscheidet man aufrecht, an ausgewachsenen Tieren schräg, stehende Wände prismenartiger Waben, die oben an das Periostracum, unten an die Conchyolinlamellen, stossen. Während letztere sich nicht

mit Eisenhämatoxylin färben, schwärzen sich die Wabenwände. Bei sehr starker Vergrösserung erkennt man in ihnen eine zarte, nur an günstigen Stellen deutlicher hervortretende, längsfibrilläre Struktur. Die Fibrillen sind innig untereinander zu den anscheinend homogenen Wänden verbunden; eine Querstreifung derselben ist leichter wahrnehmbar. Jedenfalls leiten sich die Fibrillen auch von den Zellfäden ab. Wir haben uns vorzustellen, dass die Schalenzellen zuerst das Periostracum, dann die Prismen- und zuletzt die Perlmutterlage liefern. Allen drei Bildungen wird ein und dieselbe Fibrillenstruktur, die wieder von den Zellfäden ausgeht, zu Grunde liegen. Gar keinem Zweifel kann es unterliegen, dass die Prismen nicht innerhalb des Periostracums, wie F. Müller glaubte, sondern selbständig entstehen. Denn die Prismenwände, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen, unterscheiden sich auffallend von dem zwar auch schwärzbaren, aber zugleich durch Glanz, grünliche Eigenfärbung und homogene, cuticulaartige Struktur ausgezeichneten Periostracum. Die Kalkprismen entstehen durch successive Anlagerung von Kalkplättchen an die basale Fläche des Periostracums, innerhalb der von organischer Struktur gebildeten Prismenwände; jedes Prisma entspricht zweifellos einer einzelnen Schalenzelle, deren Territorium ja auch in der Perlmutterlage kenntlich bleibt. Die Kalkplättchen verschmelzen untereinander zu den als einheitliche Krystalle sich darstellenden Prismen.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die Schalenbildung der Lamellibranchier im wesentlichen der von *Chiton* entspricht. Die Zellen des Mantels liefern alle drei Schalenlagen, von denen das Periostracum zuerst an der Mantelkante entsteht; da die betreffenden Kantenzellen beim Wachstum des Mantels auf die laterale Fläche der Mantelfalte gelangen, so müssen sie notwendigerweise auch Bildner der anderen Lagen werden, die erst hier, nicht an der Kante, entstehen. Jede Zelle liefert einen Stäbchensaum, dessen einzelne Stäbchen zu den Schalenfibrillen werden. Diese Fibrillen sind aber nur am Ligament, und auch da nur im Band, auf längere Strecken zu verfolgen; eine Querverbindung zwischen ihnen ist hier nur schwach als Querstreifung angedeutet. An den Prismenwänden liegen ohne Zweifel die Fibrillen in bedeutender Länge vor, sind aber nur sehr schwierig in einer homogenen Kittmasse zu unterscheiden. In der Perlmutterlage verbinden sich die Stäbchen sofort beim Entstehen flächenhaft zu den Conchyolinlamellen, und diese letzteren lösen sich bei Entwicklung des Kalkes von den Zellen, ausser an den Muskelansätzen, ab. Somit wird hier die Fibrillenstruktur ganz verwischt. Die Bildung des Calciumkarbonates ist nur an der Prismenlage genauer bekannt. Hier erscheinen die organischen Teile der Zellfortsätze (Prismenwände) durch den in Schuppenform auftretenden Kalk auseinander gepresst; die successive entstehenden Kalkmassen sondern sich derart von den organischen Teilen und verschmelzen untereinander zu je einem Prisma, das als eine Krystallbildung zu deuten ist. Dabei ist natürlich zu berücksichtigen, dass auch den Prismen organische Teile, kalkbildende Chondren, die sich von den Zellen sogut wie die Fibrillen ableiten, zu Grunde liegen, die aber zweifellos degenerieren. In der Perlmutterlage sind die Conchyolinlamellen nicht so scharf vom Calciumkarbonat gesondert und die Bildung desselben daher minder leicht zu studieren. Es ist übrigens für die Gastropoden direkt nachgewiesen worden, dass der Kalk nicht an erster Stelle in der Schale, sondern in den sog.

Kalkzellen der Leber (siehe bei *Chiton* und *Helix*), auftritt, hier gewissermaassen aufgespeichert und bei Beginn neuer Bildungsperioden der Schale durch Vermittlung des Blutstromes an die Schalenzellen (?) abgegeben wird (man berücksichtige auch die Befunde an *Astacus*).

Das Wachstum der Schale ist ein periodisches. Es werden bei jeder Bildungsperiode an der Innenseite der Schale neue, von den Zellen gebildete, Schichten angelagert, wobei die innige Verbindung mit den schon vorhandenen Schichten wohl durch die Erstarrung bei Abscheidung des Kalkes ermöglicht wird. Das Flächenwachstum der Schale am Mantelrande macht sich als Anwachsstreifung geltend. Am schwierigsten verständlich bleibt das Dickenwachstum jener umfangreichen Schalenflächen, die für gewöhnlich nicht in direktem Zusammenhang mit dem Epithel stehen, also aller Stellen, wo nicht Muskeln ans Epithel und zugleich an die Schale herantreten. Wir haben anzunehmen, dass sich hier das Epithel in der Wachstumsperiode der Schale anlegt und nach Absonderung der neuen Schichte den Zusammenhang wieder aufgiebt.

Nervensystem.

Ueber die Konnektive ist wenig auszusagen. Sie sind von einer dünnen Grenzlamelle (Neurallamelle) umscheidet und bestehen aus längs verlaufenden Nervenfasern, zwischen denen man, besonders peripher, einzelne Kerne wahrnimmt. Es lässt sich nicht sicher feststellen, ob die Kerne zu Glia- oder Hüllzellen gehören (siehe dagegen die Strukturschilderung der Ganglien und Konnektive von *Helix*).

Enteroderm.

Das Enteroderm besteht aus hohen cylindrischen Nährzellen, zwischen denen in geringer Zahl, am Rektum gar nicht, Schleimzellen vorkommen. Die Nährzellen zeigen je nach der Lage gewisse charakteristische Verschiedenheiten. So finden sich an der Typhlosolis, mindestens einseitig und an der freien Kante, immer besonders schlanke Zellen, deren Wimpern locker gestellt sind und deren Wimperwurzeln einen deutlich gesonderten Fadenkonus bilden. Sie nehmen nach der einen Seite hin allmählich an Höhe ab, bewahren aber ihren Charakter, wenngleich der Konus nicht mehr so scharf hervortritt. Nach der anderen Seite hin grenzen sie, aber nur in manchen Regionen des Dünndarms, an breitere Zellen, die mit einem dichteren Wimperbesatz ausgestattet sind und in denen ein Wurzelkonus nicht deutlich oder weit minder deutlich hervortritt. Die ersteren Zellen seien als Konuszellen (Fig. 460) von den anderen oder typischen Wimperzellen unterschieden. Beide gehen übrigens direkt ineinander über und zeichnen sich noch dadurch aus, dass sie biradial symmetrisch gebaut sind, d. h. dass der eine Querdurchmesser den andern an Länge übertrifft.

Die typischen Wimperzellen zeigen verhältnismässig zarte, bald fibrillenartig ausgebildete, bald fein gekörnte, Wimperwurzeln, die zu den starken Wimpern manchmal in auffallendem Kontrast stehen. In den Konuszellen sind die Wurzeln starre, glatte, elementare Stützfibrillen, die sich intensiv schwärzen. Sie sammeln sich hier basalwärts in eine derbere, gleichfalls intensiv sich schwärzende,

Fibrille, die einseitig am Kern vorbei verläuft und sich basalwärts wieder in feinere, nur schwierig zu erkennende, Fäden auflöst. Ob sämtliche, im Innern der Zelle gelegene, Fäden in die Fibrille eingeschlossen sind, bleibt fraglich; jedenfalls enthält die deutlich entwickelte zarte Zellmembran eigene Fäden. Zwischen Fibrille und Membran ist distal ein oft weiter heller Raum entwickelt, in dem gewöhnlich eine zarte Körnelung nachweisbar ist. Weiter unten erscheint das Sarc gleichmässiger beschaffen und oft von Vakuolen reichlich durchsetzt. Der Kern liegt in der basalen Zellhälfte; er ist länglich, färbt sich stark und enthält einen Nucleolus. Gröbere Körner, auch Exkretkörner, fehlen im Sarc (siehe dagegen bei *Chiton*).

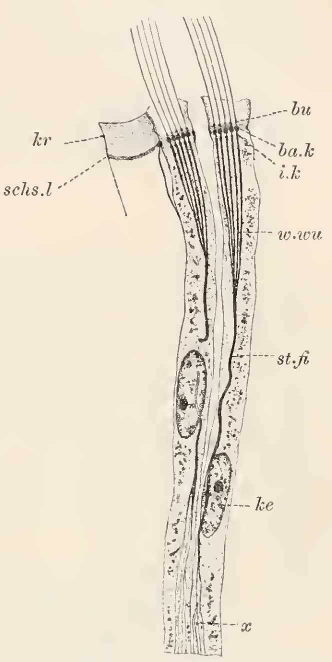


Fig. 460. *Anodonta mutabilis*. Nährzellen. *kr* Kragen, *schs.l* Schlussleiste, *bu* Bulbus, *ba.k* Basalkorn, *i.k* inneres Korn, *w.wu* Wimperwurzel, *st.fi* Stützfibrille, *x* Auflösung derselben basal, *ke* Kern.

Bei den typischen Wimperzellen verlaufen die elementaren Fibrillen vorwiegend einseitig am Kern vorbei basalwärts, vereinigen sich aber nur selten zu einer derberen Fibrille. Die Zellen zeigen gleichfalls Neigung zu vakuolärer Struktur und es liess sich hier feststellen, dass die Gerüstmaschen, welche die Vakuolenwände repräsentieren, von Fäden vermittelst der anhaftenden Körnchen (Desmochondren) gebildet werden. Ein heller Raum gegen die Membran hin fehlt und letztere tritt deswegen nicht gesondert hervor. Die Zellen sind oft in der basalen Region eigentümlich gebogen oder geknickt, was durch starke seitliche Dehnung des Epithels bei Füllung des Darmes sich erklärt und auch bei den Konuszellen vielfach zu beobachten ist.

Distal treten Basalkörner sehr scharf hervor. Sie bilden bei den typischen Zellen eine so dichte Reihe, dass sie selbst an dünnen Schnitten meist als ununterbrochene limitansartige Schicht erscheinen. Bei den Konuszellen sind sie deutlich gesondert und hier ist auch die Fortsetzung der Wurzeln in die langen Wimpern mit voller Sicherheit zu erkennen. Kleine Wimperbulben in geringem Abstand, sowie eine zarte innere Körnerreihe, sind nur bei den Konuszellen zu unterscheiden; für die Schlussleisten gilt dasselbe. Von besonderem Interesse ist das Vorkommen eines Kragens, der ebenfalls nur bei den Konuszellen hervortritt. Seine Höhe liess sich nicht völlig genau feststellen, doch beobachtet man ihn selbst an Stellen, wo die Membran sich vom Konus, wohl infolge reicher Erfüllung der Zellen mit Nährsubstanzen, weit abhebt, deutlich in Verlängerung der Membran. Es sitzen den Schlussleisten nicht einzelne kurze Wimpern (Apathy) auf, sondern zarte Membranen, die in Höhe und Tiefe laufen und jedenfalls selbst von verklebten Fäden gebildet werden.

An den Konuszellen wurde durch Experiment festgestellt, dass die abgetrennten Wimpern nur dann schlagen, wenn die Basalkörner

an ihnen anhaften (PETER). Der Konus verändert bei Isolation seine Form nicht, erscheint also nicht kontraktil, sondern als eine Stützbildung (PETER).

Ueber die Schleimzellen ist wenig Besonderes auszusagen. Das Sekret beschränkt sich auf die distale Zellhälfte (Becher); der Kern liegt basalwärts.

Zwischen allen Zellen finden sich meist geräumige Intercellularlücken. in denen häufig Lymphzellen, manchmal in beträchtlicher Menge, vorkommen.

Muskulatur.

Ueber Vorkommen und Anordnung der Muskulatur siehe in Uebersicht. Die glatten Muskelfasern zeigen gewöhnlich nichts Auffallendes. Jede Faser besteht aus parallel verlaufenden Fibrillen, die sich intensiv mit Eisenhämatoxylin schwärzen. Die gegen das Epiderm hin ausstrahlenden Fasern lösen sich an den Enden pinselartig auf und die feinen Endzweige treten durch die Grenzlamelle ins Epithel ein, um hier an den Deckzellen, von einer zarten bindigen Scheide umgeben, auszulaufen. Bei den an die Schale herantretenden Muskeln reichen die Enden, die hier sehr deutlich im Epithel hervortreten und die Schalenzellen fast verbergen, bis an die Schale (Fig. 461) selbst (siehe

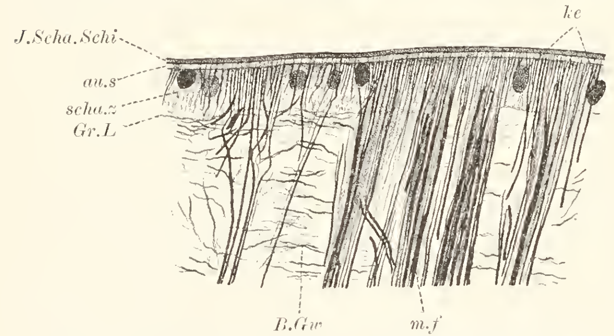


Fig. 461. *Anodonta mutabilis*, Schliessmuskelansatz an Schale. *m.f* Muskelfasern, *J.Scha.Schi* innerste Schalenschicht, *scha.z* Schalenzellen, *ke* Kerne derselben, *au.s* Aussensaum, *Gr.L* Grenzlamelle, *B.Gw* Bindegewebe.

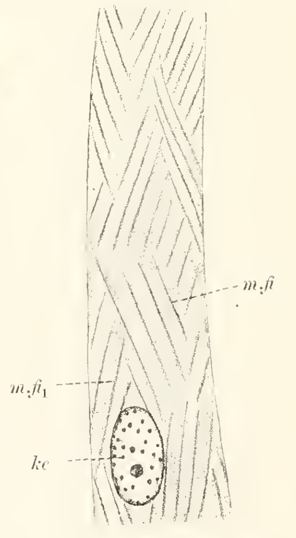


Fig. 462. *Anodonta mutabilis*, Schliessmuskelfaser, sog. doppelt schräg gestreift. *m.fi* und *m.fi*₁ Fibrillenzüge, die sich kreuzen, *ke* Kern. Etwas schematisch gehalten.

das betreffende Epidermkapitel). Der längliche Kern liegt der Faser einseitig innig an. innerhalb einer geringen Sarcmenge, die als Zellkörper zu bezeichnen ist.

Ein interessantes Verhalten zeigen die Fasern der Schliessmuskeln, die man als doppelt schräggestreifte bezeichnet. In diesen lässt sich, besonders deutlich an Osmiumsäurematerial. feststellen, dass die Fibrillen nicht gestreckt, sondern in steilen Spiralwindungen verlaufen. Je gedehnter die Faser, desto gestreckter auch die Fibrillen; je kontrahierter die Faser, desto stärker gewunden die Fibrillen. Zugleich liegt eine Durchflechtung der Fibrillen vor, die schwierig genau zu analysieren und in Fig. 462 etwas schematisch dargestellt

ist. Von einer echten Querstreifung ist nichts wahrzunehmen. An den feinen Endfasern kommt ein spiraler Fibrillenverlauf nicht zur Beobachtung. Der Kern liegt bei den Schliessmuskelfasern zwischen den Fibrillen; doch ist eine innere Sarcachse nicht ausgebildet, höchstens sind geringe Sarcreste in der beiderseitigen Verlängerung des Kerns nachweisbar.

Ueber die Gefässmuskulatur siehe bei Gefässsystem. Die entopleuralen Fasern, sowie die in Umgebung der Genitalschläuche gelegenen, sind von geringer Stärke, zeigen im übrigen nichts besonderes.

Niere.

Ueber Form und Gliederung der Nierenkanäle siehe in Uebersicht. Das Epithel des Kanals ist in Harnblase und Drüsenkanal wenig verschieden, in ersterer vor allem etwas niedriger. Die Zellen sind cylindrisch und tragen einen niedrigen, nicht immer leicht zu erkennenden, Stäbchensaum. Das Sarc ist längsfädig struiert; in der Harnblase ist es reich an heller Zwischensubstanz, daher stark aufgelockert, und entbehrt der Körner; im Drüsenkanal ist das Gerüst dichter und Körner, die sich schwärzen, kommen immer vor, auch gröbere Konkremente. Mitten unter der Oberfläche, in der Höhe der deutlich körnigen Schlussleisten, liegt ein Diplochonder, von dem eine Centralwimper entspringt. Nach Rankin kommen einer Zelle oft mehrere Geisseln zu. Zwischen den Zellen sind Intercellularlücken nicht immer zu erkennen und gewöhnlich nur schmal und von feinen Brücken durchquert.

Auffallend ist das Vorkommen echter Schleimzellen im Drüsenkanal. Sie sind nur in sehr geringer Zahl vorhanden und gleichen durchaus den im Epiderm enthaltenen Elementen, soweit diese auf das Epithel beschränkt, nicht ins Bindegewebe eingesenkt, sind. Der Kern liegt basal; den übrigen Raum der Zelle nimmt der Sekretbecher ein.

Ovarien.

In jedem weiblichen Gonadenschlauche unterscheidet man epithelial gelegene Elemente zweierlei Art: Eizellen und Dotterzellen (Fig. 463), von denen die ersteren in das Innere des Schlauches hineinhängen und das Lumen bei Geschlechtsreife fast ausfüllen. Die Dotterzellen sind kubische oder cylindrische Elemente mit grobkörnigem, mit Eosin leicht färbbarem, Inhalte, der sich vielfach zu grossen Dotterkugeln von fast homogener Beschaffenheit zusammenballt. Der dunkle, oft ganz kompakte, Kern liegt basal oder mittelständig; bei völliger Erfüllung der Zelle mit Dotter wandständig. Die Dottersubstanzen werden jedenfalls in gelöstem Zustande in das Gonocöl abgegeben und dienen zur Ernährung der Eizellen. Bei der Eireife erscheinen die Dotterzellen leer und schrumpfen stark zusammen. Man könnte hier von einer Dottersekretion reden (siehe auch bei Ctenophoren und Enteropneusten).

Die jungen Ureier unterscheiden sich leicht von den Dotterzellen durch kugelige Form, geringere Grösse und durch dunkles dichtes Sarc, das zunächst nur eine relativ dünne Schicht in Umgebung des grossen Kernes bildet und sich mit Hämatoxylin und Toluoidin blau färbt. Sie verteilen sich in geringer Zahl zwischen den Dotterzellen

und erreichen wohl von Anfang an distal das Cölarlumen, liegen also epithelial, wie die Ureier von *Chiton* (siehe dort). Beim Heranwachsen erreichen sie das Lumen und strecken einen breiten Fortsatz in

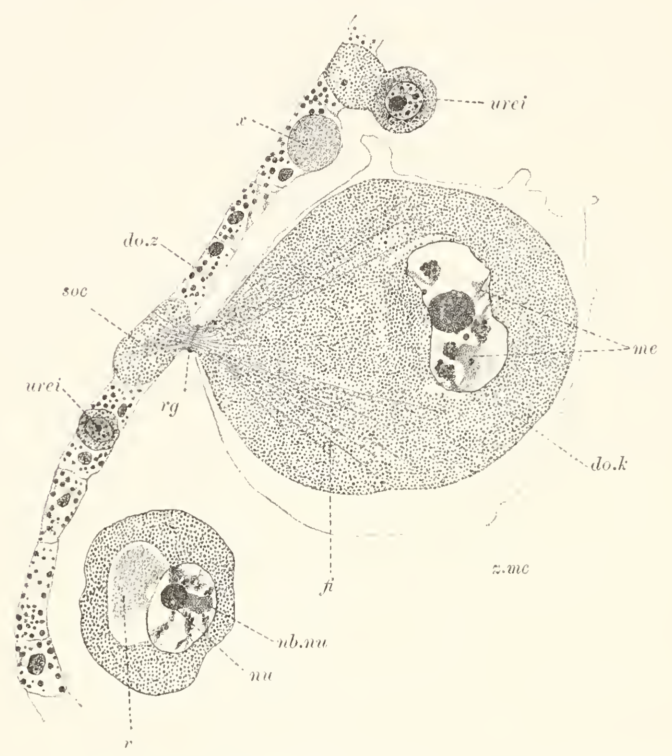


Fig. 463. *Anodonta mutabilis*, Anschnitt eines weiblichen Gonadenbläschens. *urei* Ureier, bei *x* seitlich getroffen, *do.z* Dotterzellen, *nu* Nucleolus, *nb.nu* Nebennucleolus, *me* flächenhaft angeschnittene Kernmembran, *do.k* Dotterkörner, *z.me* Zellmembran, *v* Vakuole, *rg* Ring (Schlussleiste?), *fi* Fibrillen, *soc* Sockel.

das Innere des Bläschens vor, der mächtig an Grösse zunimmt und sich bald durch eine Einschnürung (Hals) scharf vom wandständigen Abschnitt (Sockel) trennt. Der gleichfalls mächtig an Grösse zunehmende Kern gelangt in den Fortsatz, der nun den eigentlichen kugelförmigen Körper der Eizelle vorstellt. Die Einschnürung scheint bedingt durch eine Membran (oder Limitans?), welche sich von der freien Oberfläche des Eies abhebt und am Halse zu einem kräftigen Ringe verdickt ist, der dauernd die gleiche Weite wahrt, so sehr auch Körper und Sockel heranwachsen. Vielleicht ist der Ring als Schlussleiste aufzufassen; es würde die zarte Hülle dann eine enorm vergrösserte Limitans vorstellen. Während im Körper und Sockel Mengen von eosinophilen Körnchen sich ansammeln, ist der Hals frei davon. Er zeigt dagegen deutlich durchlaufende, dicht gedrängt liegende, fibrillenartige Gerüstfäden, die in den Körper vom Sockel aus ausstrahlen. Im Körper sind sie leicht bis an die Peripherie des Kerns zu verfolgen, werden dann aber undeutlich; ein kegelförmiger Raum zwischen Kern und Hals bleibt völlig frei von

ihnen. Im Sockel streben sie zur Basis hin, wo sie an der Grenzlamelle inserieren. Durch diese Fibrillen und die Limitans wird sehr auffällig die Form der Eizelle gewahrt, die im übrigen wie eine von Körnern dicht erfüllte Blase erscheint.

Zwischen den Körnern finden sich stets eine oder mehrere, rundlich oder länglich begrenzte, vielleicht auch kanalartig gestaltete, Ansammlungen einer homogen erscheinenden Substanz, die färberisch den Dotterkörnern ähnelt und gewöhnlich in der Nähe des Kernes liegt. An jungen Ovogonien erscheint das Gerüst durch sie weit auseinander gedrängt und bildet undeutliche Membranen in ihrer Umgebung. Jedenfalls handelt es sich um lokalisierte Bildungsherde der Dotterkörner, von denen aus sich die letzteren im ganzen Sarc verteilen und das Gerüst auflockern. Vor der Eizellreife schwinden sie ganz und die Zelle ist dann gleichmässig von Körnern erfüllt. Die Bilder erinnern an die Bildungsherde des Sekrets in Drüsenzellen (siehe z. B. bei Amphibien, Pankreas), wo auch homogen erscheinende Massen auftreten und successive in Körner zerfallen, die heranwachsen und typische färberische Eigenschaften entwickeln. Die homogenen Massen leiten sich vielleicht wieder ab von einem dünnen Belag der Sarcfäden, welchem das Sarc der jungen Ovogonien sein lebhaftes Tinktionsvermögen mit Hämatoxylin verdankt (siehe gleichfalls hierüber bei Drüsenzellen der verschiedenen Gruppen).

Der grosse Kern wird bald beim Heranwachsen arm an Mitom, das ihn in lockeren Strängen durchzieht und Nucleinkörner verschiedener Grösse und auch vielfach verschiedener Färbung trägt. Besonders fällt ein grosser, dunkel blau sich färbender, Nucleolus auf, dem schon in den jungen Ovogonien ein zunächst kleiner, später den Nucleolus selbst an Grösse übertreffender, Nebennucleolus innig anliegt, der sich mit allen Farbstoffen nur schwach färbt und Toluoidin nicht annimmt. Bei Toluoidinfärbung treten sehr deutlich im blauen Hauptnucleolus rötlich sich färbende, vakuolenartige Räume hervor, die, wie sich zeigen lässt, in Beziehung zu dem Nebennucleolus stehen. Sie repräsentieren jedenfalls ein Zerfallsprodukt des Nucleoms (Paranucleom), das unter weiterer Veränderung sich im Nebennucleolus anhäuft. Wahrscheinlich geht die Substanz des letzteren in Lösung über, wofür nicht selten nachweisbare lappige Vorsprünge desselben sprechen, und liefert derart eine Flüssigkeit, die durch die Kernmembran ins Sarc dringt und in diesem die Dotterbildung anregt. Ein Auswandern von geformter Nucleolarsubstanz ins Sarc konnte nicht festgestellt werden. Auch die Nucleinkörner des Mitoms, deren Grösse schwankt, scheinen, teilweis wenigstens, chemische Veränderungen durchzumachen, wofür die wechselnde Färbbarkeit spricht. Eine helle dichte gleichmässige Granulation, wie sie anderen Eizellkernen zukommt, fehlt hier vollständig.

Die Ausführungsgänge der Genitalschläuche zeigen ein niedrig cylindrisches, fast kubisches, Wimperepithel von heller Beschaffenheit, über das nichts Besonderes auszusagen ist.

Bindegewebe.

Das Bindegewebe von *Anodonta* ähnelt sehr dem von *Chiton*, nur ist die Bindesubstanz noch zarter entwickelt und eine fibrilläre Ausbildung derselben nicht überall deutlich. Die Bindesubstanz bildet

zarte Scheiden um die Muskelfasern und häuft sich nur in den Grenzlamellen, vor allem in Umgebung des Enterons und wieder speziell in der Typhlosolis, mächtiger an. In den Lamellen und Zügen von Bindesubstanz liegen reichlich verstreut dunkle Kerne von schmaler langgestreckter, der Umgebung angepasster, Form; ausserdem macht Eisenhämatoxylin zarte verästelte Zellkörper sichtbar.

Im Fuss und in den Mantelfalten finden sich zwischen der Muskulatur in grosser Menge umfangreiche, helle, blasenartige Zellen mit wandständigem Kern, die als LEYDIG'sche Zellen bezeichnet werden und den ähnlich geformten Elementen von *Helix* (siehe dort) auch funktionell entsprechen, da sie Glycogen speichern (CUÉNOT). Nicht selten sind sie von homogenen, runden Glycogenschollen ganz erfüllt, in anderen Fällen liegt das Glycogen in Form unregelmässiger Knollen oder Körner vor, in dritten fehlt es ganz. Das Gerüst bildet vor allem eine Membran und wenige zarte Maschen im Zellinnern, die auch völlig vermisst werden.

Lymphzellen kommen überall und stellenweis in reicher Anhäufung vor. Es sind kleine Zellen mit amöboid formveränderlichem Sarc und dunklem rundem Kern; man findet sie nicht selten in den Epithelien Gefässen und Lakunen, vor allem auch reichlich in Umgebung des Darmes. Manche Lymphzellen sind mit Körnern, die Eosin annehmen, beladen.

In den Filamenten der Kiemen ist die bindige Grenzlamelle, entsprechend den Drüsenstreifen, also längs der Seitenflächen, in Annäherung an die Aussenfläche, zu einem auf dem Querschnitt rundlichen Stabe verdickt, der sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzt. Dieses eigenartige chemische Verhalten lässt die den Stab bildende Substanz als Stabgewebe vom gewöhnlichen Bindegewebe unterscheiden (siehe auch bei Enteropneusten und *Amphioxus*).

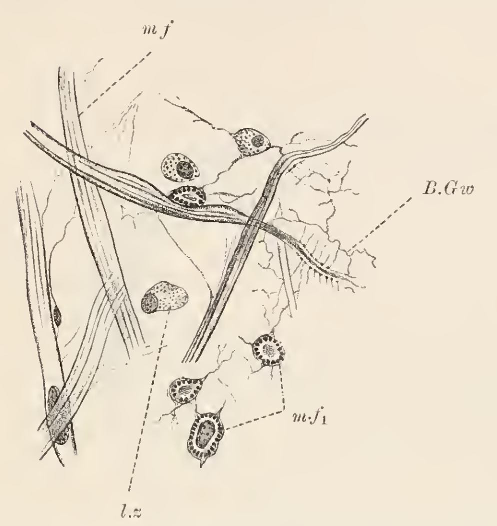
Gefässsystem.

Ueber die Anordnung der Gefässe siehe die Uebersicht. Der Bau des Herzens und der Vorkammern ist im wesentlichen übereinstimmend. Die Wandung ist aussen am Herzen eine sehr dicke, aber ungemein lockere; bei der Erfüllung des Herzens mit Blut (Systole) wird sie stark abgeflacht. Unter dem Endothel des Perikards liegt zu äusserst eine zarte Grenzlamelle; einwärts davon breiten sich Züge von Muskelfasern, welche die eigentliche Herzwandung bilden, in verschiedener Verlaufsrichtung aus. Sie werden von Bindegewebe umsponnen und zusammengehalten; man unterscheidet in den dünnen, von homogener Bindesubstanz gebildeten, Scheiden verästelte Bindezellen. Lymphzellen liegen in den Lücken reichlich verstreut. Ein Herz- oder Vorhofendothel ist nicht vorhanden. Die Muskelfasern (Fig. 464) enthalten eine deutliche Sarcachse welcher der Kern eingelagert ist, und eine dünne glattfibrilläre Rinde (sog. plasmareiche Fasern); sie verzweigen sich an den Enden.

Am Uebergang zur vorderen Aorta findet sich eine Semilunarklappe, welche den Rückstrom des Blutes verhindert. Am Ursprung der hinteren Aorta fehlt eine Klappe, wird aber durch einen Sphincter ersetzt (RANKIN).

Der Bau der Arterien, wenigstens der kleineren, ist von dem des Herzens wesentlich verschieden und als ein typischer zu bezeichnen.

Ein Endothel aus längs gestreckten Zellen ist vorhanden (Fussarterie, Fig. 465); unter dem Endothel liegt eine Grenzlamelle (Intima), die direkt in



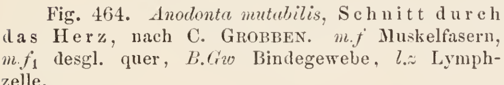


Fig. 464. *Anodonta mutabilis*, Schnitt durch das Herz, nach C. GROBBEN. *m.f* Muskelfasern, $m.f_1$ desgl. quer, *B.Gw* Bindegewebe, *l.z* Lymphzelle.

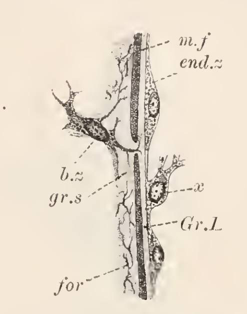


Fig. 465. *Anodonta mutabilis*, Wand einer Fussarterie. *end.z* Endothelzelle, *x* eine sich ablösende Endothelzelle, *Gr.L* Grenzlamelle, *m.f* Ringmuskelfaser, *gr.s* Grundsubstanz, *b.z* Bindezelle, *for* Fortsätze solcher.

das angrenzende Bindegewebe übergeht und cirkulär verlaufende Muskelfasern, dicht unter dem Endothel, eingelagert enthält. Die Muskelfasern sind die typischen; sie entbehren einer Sarcachse und zeigen den Kern seitlich anliegend.

Bei den grossen Arterien und Venen soll ein Endothel fehlen (BERGH). Erstere zeigen auch äussere Längsmuskelfasern oder, ähnlich dem Herzen, unregelmässig verlaufende Fasern, die aber einer Sarcachse entbehren. Arterien und Venen öffnen sich in die Lakunen. Sie enthalten Zellen, die mit den mehrfach erwähnten Lymphzellen übereinstimmen. Besondere Blutzellen sind nicht zu unterscheiden.

Auge (*Pecten jacobaeus*).

Die grossen *Pecten*augen (Fig. 466) finden sich am Mantelrande in einfacher Reihe verteilt. Ihr Bau ist ein äusserst komplizierter und in mancher Hinsicht noch ungenügend bekannt. Sie gehören zu den inversen Augen, wie z. B. das Planarien- und Vertebratenauge, bei denen die percipierenden Retinastäbe von der Peripherie abgewendet sind, so dass der Lichtstrahl zunächst die Zellkörper passieren muss. Die Augen sitzen auf kurzen Stielen zwischen den kleinen Tentakeln des Mantelrandes. Sie bestehen aus mehreren Teilen, die sich vom Ektoderm und Mesoderm ableiten. Am Ende des Augenstiels ist das Epiderm in Cornea und Iris umgewandelt. Dicht an die Grenzlamelle, unterhalb der Cornea, fügt sich die vom Mesoderm stammende Linse an, die distal flach, proximal hoch gewölbt ist und in einen geräumigen Blutraum hineinhängt. Die proximale Grenze des Blutraums bildet eine zarte Grenzlamelle (Augenseptum), die unmittelbar der Augenblase anliegt. Die Blase hat auf dem Schnitt die Form einer flachen, an der distalen Seite

eingebuchteten. Ellipse und grenzt seitlich und proximal an das Bindegewebe. Ein inneres Lumen ist nur als flacher Spalt zwischen der distalen und proximalen Blasenwand entwickelt. Im Stiel

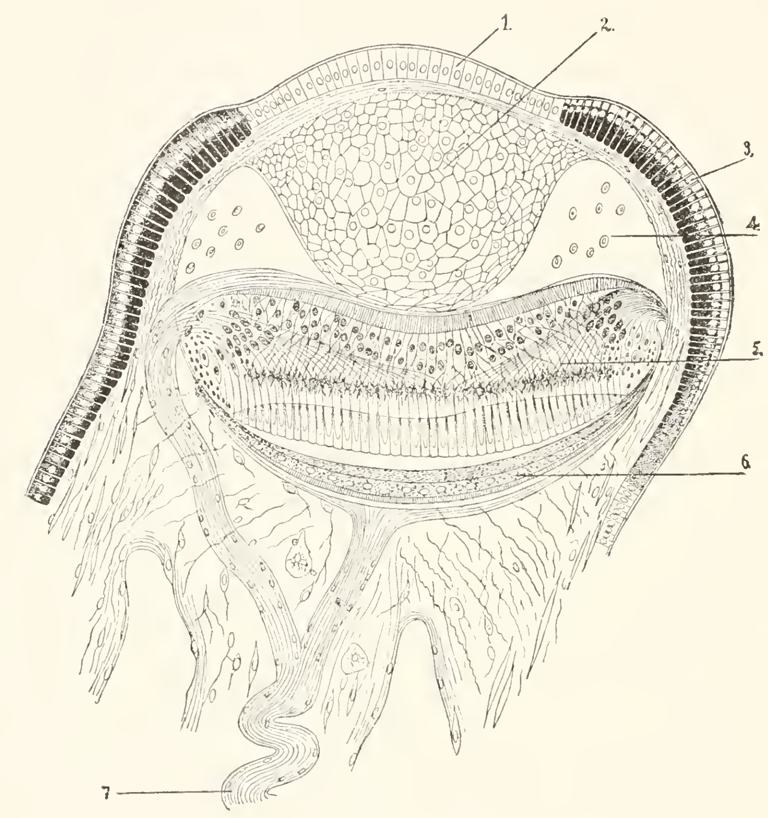


Fig. 466. Schnitt durch ein Auge von *Pecten*, nach PATTEN. 1. Cornea, 2. Linse, 3. Iris, 4. Blutsinus rings um die Linse, 5. Retina, 6. Pigmentepithel und vor derselben das Tapetum, 7. Augennerv. Aus dem Lehrbuch von HATSCHEK.

verläuft der Augennerv, der sich in der Nähe des Auges in zwei Aeste gabelt. Der eine tritt dicht an die proximale Fläche der Augenblase heran und löst sich hier in Aeste auf, welche seitlich bis zur Uebergangsstelle beider Wände emporsteigen und mit den Sehzellen, die zur distalen Wand gehören, in Verbindung treten (lateraler Nerv). Der andere steigt in einem Bogen neben dem Auge empor und legt sich an das Septum mit verbreiteter Endfläche an (distaler Nerv).

Cornea. Die Cornea ist bei *P. jacobaeus* von geringerer Dicke als das anstossende Blendepithel und nur schwach gewölbt, bei *P. pusio* dagegen hoch und stark gewölbt. Sie hat den Umfang der distalen Linsenfläche und besteht aus cylindrischen hellen Deckzellen mit etwa in mittlerer Höhe gelegenen runden Kernen und mit längsfädigem Gerüst, ohne körnige Einlagerungen. Die distale Endfläche wird von einer zarten Limitans gebildet, die sich leicht abhebt.

Ueber derselben liegt ein heller Aussensaum, der von Fäden durchsetzt wird, und auf diesen folgt die Cuticula, welche etwa die Dicke des Saumes hat. Schlussleisten liegen in der Höhe der Limitans. Zwischen den Zellen finden sich schmale Intercellularlücken, die von Brücken durchsetzt werden.

Iris. Die Iriszellen unterscheiden sich von denen der Cornea durch dichte Erfüllung mit gelbbraunen Pigmentkörnern in der basalen Hälfte und mit gleichmässig feiner Körnelung in der oberen Hälfte, die bis zur Limitans reicht und sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt. Die Körnchen liegen longitudinal geordneten Fäden an und sind als Desmochondren zu deuten. Nicht selten findet man Pigment auch in Längsstreifen der oberen Zellhälfte eingelagert; die in mittlerer Höhe gelegenen Kerne sind oft vom Pigment verdeckt.

Linse. Die Linse besteht aus Zellen verschiedener Form und verschiedener Grösse. Die proximal und lateral gelegenen Zellen sind entsprechend der Linsenkontur abgeplattet, die in der mittleren Region dagegen von rundlicher Form und wesentlich grösser; die distalen erscheinen gegen die Grenzfläche hin seitlich zusammengedrückt. Im einzelnen finden sich viele Varianten, wie sie durch die dichte Aneinanderdrängung der Zellen bedingt sind. Der Kern liegt seitlich, ist klein und färbt sich dunkel. Das Sarc ist angefüllt von Körnern geringer Grösse und enthält ausserdem Fäden, die scharf, fibrillenartig, hervortreten und radial von einem meist seitlich gelegenen Centrosoma zur Zellmembran ausstrahlen (Hesse). Die Radien sind glatt begrenzt und schwärzen sich leicht. Sie dürften vermutlich einen Stützapparat der Zellen vorstellen.

Der distalen Linsenfläche liegen unmittelbar Muskelfasern auf, die im mittleren Bereiche sich überkreuzen, gegen den Rand hin vorwiegend cirkulär verlaufen. Sie stellen eine regelmässig ausgebildete Schicht der sonst im Bindegewebe reichlich verstreuten Muskelfasern vor. Nach Hesse repräsentieren sie einen Akkomodationsapparat der Linse für die Einstellung auf die Nähe, indem durch ihre Kontraktion die proximale Linsenfläche stärker gewölbt, demnach der Abstand des Brennpunkts der Lichtstrahlen näher gerückt wird.

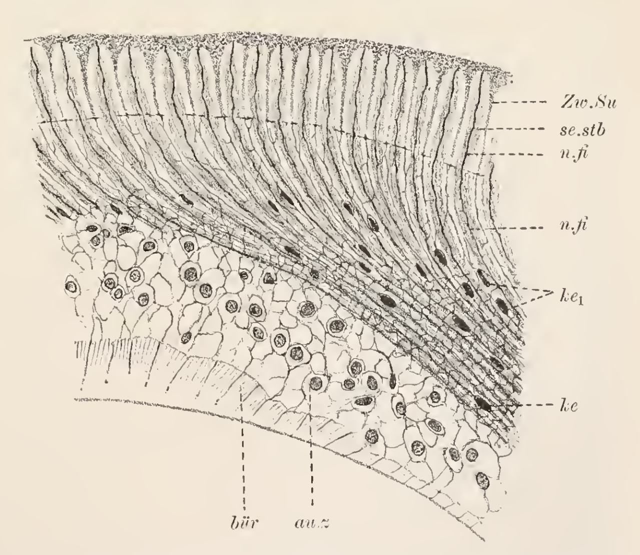


Fig. 467. *Pecten jacobaeus*, Stück eines Retinaschnittes. *ke* Kern der Sehzellen, *se.stb* Sehstab, *n.fi* Neurofibrillen, *Zw.Su* Zwischensubstanz. ke_1 Kerne der Stützzellen, *au.z* Aussenzellen, *bür* Bürstenbesatz.

Distale Wand der Augenblase (Fig. 467 und 469). Diese ist kompliziert gebaut. Zu unterscheiden sind zwei Epithelschichten: die Retina, die an das Blasenlumen grenzt, und das eigenartige distale Aussenepithel, das an das Augenseptum stösst. Die Retina wird von Sehzellen und Stützzellen gebildet. Erstere sind schlanke Elemente, deren distaler Teil aufrecht steht, während der proximale sich lateralwärts wendet und in eine sensible Nervenfaser ausläuft, die sich zum proximalen Nerv begiebt. Je näher der Retinamitte, um so kürzer wird das aufsteigende Zellstück, um so länger das lateralwärts verlaufende; ganz in der Mitte erfolgt die Umbiegung nahe dem distalen Ende. Die Sehzellen (Fig. 468) erscheinen als dickes Neurofibrillenbündel, dem basal, in der Nähe der Uebergangsstelle in die Faser, der ovale, dicht aber deutlich gekörnte, nucleomreiche Kern anliegt. Alle Sehzellkerne sind entsprechend dieser Lage auf die seitliche Zone der Retina zusammengedrängt und fehlen im weitaus grösseren mittleren Bereiche ganz. Das distale Zellende trägt einen Sehstab, der in seinem Bau völlig mit der Zelle übereinstimmt und als direkte Fortsetzung derselben erscheint. Die Stäbe enden konisch zugespitzt.

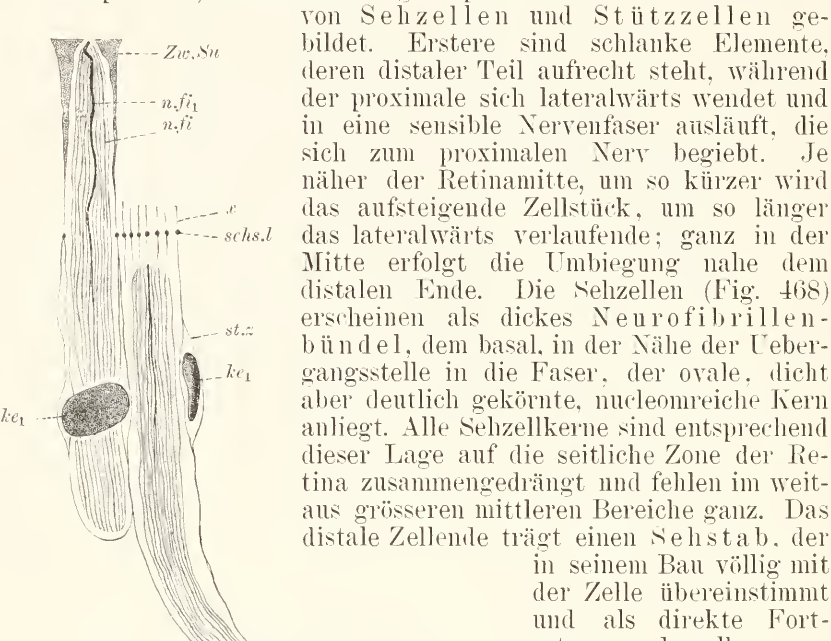


Fig. 468. *Pecten jacobaeus,* Sehzellen des Auges. *ke* Kern einer Sehzelle, *st.z* Fäden der Stützzellen, *n.fi* Neurofibrillen, $n.fi_1$ dicke axiale Fibrille, durch Vereinigung von Elementarfibrillen hervorgegangen, *schs.l* Schlussleistenkörner, ke_1 Kerne von Zwischenzellen, *Zw.Su* Zwischensubstanz, *x* Fäden der Lophien.

Die Neurofibrillen sind glatt begrenzte Fäden, zwischen denen sich eine helle gering entwickelte Lymphe ohne körnige Einlagerungen findet. Sie haben die Neigung, sich dicht aneinander zu legen. Immer trifft man im Stab eine besonders kräftige Fibrille, die sich intensiv schwärzt, drahtartig gewunden verläuft und distal frei endet. Sie wird gegen die Zelle hin meist zusehends schwächer und verschwindet in der Zelle ganz; selten tritt sie auch im lateralwärts verlaufenden Zellstück scharf hervor. Sie stellt sich als Verklebungsprodukt einer grösseren Zahl der in der Zelle gewöhnlich völlig frei verlaufenden Elementarfibrillen dar; man sieht an günstigen Stellen Elementarfibrillen an sie herantreten und mit ihr verschmelzen. Die Fibrillen zerfallen bei schlechter Konservierung leicht in ein körniges Gerinnsel.

Zwischen den Sehzellen finden sich parallel verlaufende membranartig geordnete Fäden[1]), die an der distalen Grenze des Epithels zu

[1]) Im allgemeinen Teil, pag. 39 und 40, wurden sie auch zu den Sehzellen gerechnet und als periphere Neurofibrillen bezeichnet. Die Stützzellkerne wurden

schwärzbaren Körnern anschwellen und sich zwischen die Stäbe fortsetzen. In diese Membranen sind platte Kerne von kompakter Beschaffenheit und äusserst wechselnder Form eingefügt; auch die Lage wechselt, doch finden sie sich im allgemeinen in einem bestimmten Niveau, ziemlich nahe der distalen Zellgrenze, manche dicht an diese herantretend, andere dem Aussenepithel genähert. Kerne und zugehörige, membranartig im Umkreis der Sehzellen geordnete, Fäden stellen eigenartige, stark seitlich abgeplattete, vermutlich geflügelte Zellen vor, die hier als Stützzellen gedeutet werden. Nach Patten und Hesse sollen sie nervöse Elemente repräsentieren; indessen ist diese Deutung unhaltbar. Erstens ist ein Zusammenhang mit Nervenfasern nicht erweisbar (gegen Hesse; siehe bei Aussenepithel Weiteres), zweitens zeigen sie ihrer strukturellen Beschaffenheit nach weder mit Sinnes-, noch mit Nervenzellen. Aehnlichkeit; vor allem ist die Beschaffenheit der Kerne völlig verschieden von der nervöser Elemente. Drittens stehen sie in auffallender Beziehung, der Lage nach, zu den seitlich gelegenen Zellen der Retina, die als gewöhnliche Deckzellen mit Stäbchensaum erscheinen. Die Sinneszellen sind auf das umfangreiche mittlere Areal der Retina (Sinnesareal) beschränkt, fehlen dagegen in einem ringförmigen Grenzstreifen, der niedrig an der Uebergangsstelle zum Pigmentepithel (siehe unten) beginnt, sich aber rasch verdickt und sogar wulstartig ein wenig über das Sinnesareal (Areal der Sehstäbe) vorspringt. Noch im Grenzwulst des Grenzstreifens finden sich Sehzellen, die zu niedrigen Stäben in Beziehung stehen; sie fehlen jedoch seitlich davon. Hier finden sich nur Deckzellen mit locker längsfädiger Struktur, die distal einen niedrigen Stäbchensaum tragen und durch Schlussleisten verbunden sind. Sie seien hier auch als Stützzellen bezeichnet. Ihre basale Endigung ist nicht immer sicher festzustellen, doch ziehen viele Fäden in gelockertem Verlaufe bis zum Augenseptum, wo jedenfalls alle inserieren. Die zu den Zellen gehörigen Kerne liegen über den Gruppen der Sehzellkerne und gehen dem Niveau und der Beschaffenheit nach direkt in die platten Kerne des Sinnesareals über. Von den Sehzellkernen sind sie durch kompaktere Beschaffenheit, etwas geringere Grösse und weniger regelmässige Form unterschieden.

Der Uebergang der Stützzellen des Sinnesareals in die des Grenzstreifens erfolgt am Grenzwulst unter Auflockerung der erst membranartig dicht zusammengedrängten Fäden. Die Sehzellen sind durch ihre dichte Beschaffenheit immer scharf vom umgebenden lockeren Fadenwerk der Stützzellen unterschieden. Die basale Endigung der Stützzellen des Sinnesareals bleibt unbekannt. Vielfach biegen die zarten Fäden entsprechend den Sehzellen seitwärts um und gehen vielleicht zum Augenseptum; in anderen Fällen überqueren sie die Sehzellen und dringen in das Aussenepithel ein, wo sie wohl gleichfalls bis zum Septum verlaufen dürften (siehe bei Aussenepithel). Die distal an der Epithelgrenze gelegenen Körner sind Anschnitte von Schlussleisten, welche direkt die Leisten des Grenzstreifens fortsetzen. Sie charakterisieren eigentlich allein scharf die distale Epithelgrenze und bilden insgesamt eine Art Limitans. Die Fortsetzungen der Zellfäden

---

als Kerne besonderer Zwischenzellen gedeutet und die Schlussleisten und zwischen den Stäben gelegenen Fäden ebenfalls auf die Sehzellen bezogen. Neuere Untersuchungen erwiesen den Irrtum.

zwischen die Sehstäbe sind mit den Stäbchensäumen der seitlichen Stützzellen zu vergleichen. Sie unterscheiden sich von diesen nur durch bedeutende Länge, da sie bis ans Ende der Stabschicht verlaufen. Zwischen den Stabenden verlieren sie sich in einer homogenen oder feinkörnigen Substanz, welche die distal erweiterten Lücken zwischen den Stäben ausfüllt (Zwischensubstanz). Ob die Zwischensubstanz von den Stützzellen stammt oder auf andere, unbekannte Weise entsteht bleibt fraglich. Die erstere Annahme hat manches für sich, da sie durch Befunde an den Gastropodenaugen gestützt wird. Nach den Befunden Patten's und den vieles richtig stellenden Beobachtungen Bäcker's, die demnächst zur Publikation gelangen, setzen sich bei den Gastropoden, vor allem bei *Haliotis*, die zwischen den Sehzellen gelegenen pigmentführenden Stützzellen in Fadenschöpfe fort, welche in den Glaskörper eintauchen und zur Bildung desselben in Beziehung stehen. Eine andere Quelle der Glaskörperbildung ist nicht zu entdecken. Für diese schopf- oder büschelartigen extracytären Differenzierungen von Stützzellen, die an Sinnesorgane gebunden erscheinen und bei Mollusken verbreitet sind, kann der Ausdruck Lophium (Büschelchen) angewendet werden. Er bezeichnet einen eigenartigen, stark verlängerten Stäbchensaum, der basal aus wenigen starken Fibrillen bestehen kann; die Fibrillen lösen sich schopfartig in die einzelnen fädigen Elemente auf, welche immer mit Sekretmassen, die von derselben Zelle stammen dürften, untermischt sind. Im allgemeinen Teil konnte diese Art von extracytären Differenzierungen noch nicht berücksichtigt werden.

Das Aussenepithel zeigt sehr bemerkenswerte Strukturverhältnisse. Es besteht zur Hauptsache aus einer einfachen Lage cylindrischer, Zellen die an der Grenze zur Retina abgerundet enden, gegen das Septum hin aber einen Schopf von wimperartigen Fäden tragen, die jedoch intra vitam nicht schlagen (Hesse). Die Schöpfe seien mit Hesse indifferent als Bürstenbesatz bezeichnet. An der Basis jedes Bürstenfadens ist ein Basalkorn vorhanden; alle Basalkörner einer Zelle bilden zusammen eine leicht schwärzbare, dichte Platte (Basalplatte), die an gleiche Bildungen der Terminalzellen von Protonephridien erinnert. Zur Platte ziehen longitudinal verlaufende Fäden des Sarcs; sie sind im basalen, den runden Kern enthaltenden, Zellteil nicht deutlich zu unterscheiden. Eine Zellmembran fehlt. Der relativ grosse runde Kern enthält einen Nucleolus und erscheint gewöhnlich heller, als die Retinakerne.

Zwischen den Bürstenzellen finden sich die gleichen platten Kerne wie in der Retina und stehen ebenfalls zu membranartig geordneten Fäden in Beziehung, die besonders regelmässig im Umkreis jedes Bürstenbesatzes, gleich einem Kragen, zum Septum verlaufen und hier, oft unter deutlicher Fussbildung, enden. Mit den Fasern des weiter unten zu besprechenden distalen Nerven haben die Membranfäden nichts zu thun. Jeder Bürstenbesatz ragt derart in einen gesonderten Raum hinein; die Wände dieser Räume zeigen an der Basis der Bürstenbesätze Schlussleisten. Zwischen den Bürstenzellkörpern wird die Anordnung der Fäden eine lockere; über die Beziehung derselben zu den aus der Retina einstrahlenden Fäden der Stützzellen ist nichts sicheres zu ermitteln. Kerne plus Fäden repräsentieren, wie in der Retina, besondere Stützzellen; doch ist die Anordnung der Kerne eine weniger regelmässige.

Unverkennbar stellt die Schicht von Bürstenzellen eine Epithelschicht dar (Hesse), deren ontogenetische Entstehung noch unbekannt ist. Sie endet seitwärts im Bereiche der Retinakerne, wo die Zellen etwas schief gestellt, mit ihren distalen Enden gegen die Mitte hin geneigt sind. Der Eindruck einer mehrschichtigen Anordnung (Fig. 467) wird nur durch Schiefschnitte bewirkt. Mit der Retina stösst das Aussenepithel direkt zusammen; die Stützzellen scheinen den Zusammenhalt zu vermitteln. Ehe auf die Beziehung des Aussenepithels zum distalen Nerven eingegangen wird, seien noch die übrigen Bestandteile der Augenblase betrachtet.

Proximale Wand der Augenblase. Diese gliedert sich in die innere Argentea (Tapetum) und in das äussere Pigmentepithel. Die Argentea wird von einer einzigen platten Zelle gebildet, die sich wie eine flache Schale unter der Retina, von dieser durch das spaltartige Blasenlumen getrennt, aber an den dünnen seitlichen Rändern mit ihr zusammenhängend, ausspannt. Die Zelle zeigt eine deutliche flächenhafte Schichtung. Die Schichten haben metallischen Glanz und färben sich nicht; sie dienen als Reflektoren des Lichtes. Der grosse, etwas abgeplattete, Kern liegt im mittleren Bereiche innerhalb der tieferen Schichten, die noch plasmatischen Charakter besitzen; er enthält neben wenig Nucleom einen grossen Nucleolus.

Das Pigmentepithel besteht aus einer oft undeutlich einschichtigen Zellenlage mit abgerundeten Zellen, die von pigmentartiger Körnelung erfüllt sind. Von dem Pigment des Epiderms unterscheidet sich das des Pigmentepithels wesentlich. Die Körner sind meist glanzlos und nehmen Farbstoffe an. Manchmal sind grosse Ballen vorhanden, deren Färbung abweicht. Ontogenetisch sind die Zellen gleichen Ursprungs, wie die Argentea, da sie sich von der proximalen Wand einer blasenartigen Ektodermeinwucherung ableiten. Die Kerne zeigen wechselnde Form und Orientierung; sie enthalten einen deutlichen Nucleolus.

Weitere Befunde. An mehreren Augen (Fig. 469) wurden folgende interessante Befunde gemacht, die für das Verständnis des eigenartigen Baues, vor allem des Aussenepithels, von Wichtigkeit sind. Es konnte nicht entschieden werden, ob die betreffenden Augen zu *Pecten jacobaeus* oder zu einer andern Art gehören. Zunächst ist ein Ringkanal innerhalb des Septums, dicht an dessen peripherem Rande, zu erwähnen, der von körnerhaltigen Lymphzellen erfüllt ist. Wie es schien, steht dieser Ringkanal lokal mit dem distalen Blutraume in offener Verbindung; in letzterem lagen seitlich gleich beschaffene Zellen. Auch im Aussenepithel und ferner zwischen Argentea und Retina, dem Sinnesareal derselben anliegend, kamen derartige Lymphzellen vor. Erwähnt sei vom letzteren Orte noch eine Ansammlung leicht schwärzbaren Gerinnsels, dessen Deutung unsicher blieb.

Ein besonders wichtiger Befund betrifft die Verbindung des Aussenepithels mit dem distalen Nerven. Während nach den vorliegenden Beschreibungen von allen *Pecten*-Arten der Nerv sich breit an die Mitte des Septums anlegt und durch dieses hindurch einzelne Fasern abgiebt, welche sich zwischen den Bürstenzellen verlieren, nach Hesse's hier nicht vertretenen Angaben mit den Zwischenzellen zusammenhängen sollen, zeigten die Schnitte einen Umschlag des Aussenepithels in Zellen, welche das Ende des Nerven ringartig umgeben und die gleiche Beschaffenheit wie

die Bürstenzellen aufweisen. Der Umschlag erfolgt am Rande und zwar an verschiedenen Stellen; im mittleren Bereiche scheinen Umschlagsstellen zu fehlen. Wie der Umschlag zu Stande kommt,

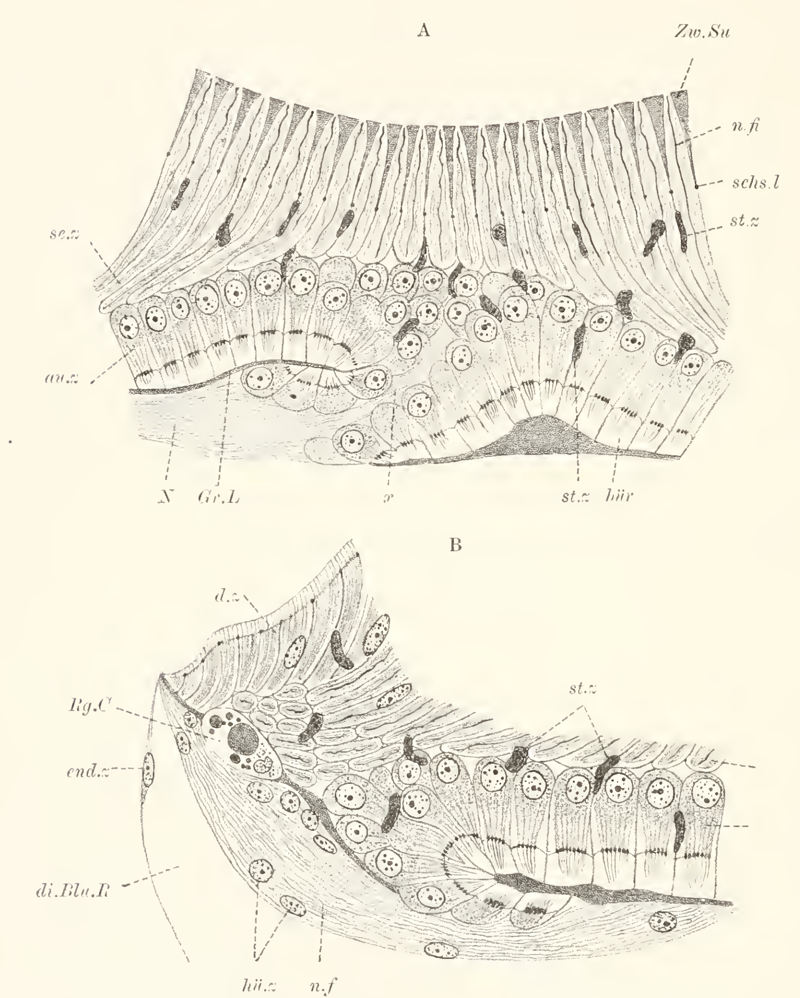


Fig. 469. *Pecten spec.*, Auge, Beziehungen des Aussenepithels zum distalen Nerven. A und B verschiedene Ansichten. *se.z* Sehzelle, *n.fi* dicke Neurofibrille, *Zw.Su* Zwischensubstanz zwischen den Sehstäben, *schs.l* Schlussleiste, *st.z* Stützzellen, *au.z* Aussenzellen, *bür* Bürstenbesatz, *x* Umschlagsstelle des Aussenepithels und Eintritt des Nerven in die Retina, *N* distaler Nerv, *n.f* Nervenfasern, *hü.z* Hüllzellen, *Gr.L* Grenzlamelle, *Rg.C* Ringkanal, *di.Blu.R* distaler Blutraum, *end.z* Endothelzelle desselben. Etwas schematisch gehalten.

lehren die Figuren. Der Eintritt der Nervenfasern ins Aussenepithel erfolgt im Innern dieser Stellen; doch treten auch Fasern direkt durch das Septum über. Die Endfläche des Nerven erscheint als Rest einer Zellschicht, welche sich mit dem Aussenepithel zu einer Blase ergänzt.

Diese Deutung erhält eine Stütze durch HESSE's Befunde an

Spondylus und durch PATTEN's embryologische Untersuchungen an *Pecten*. Am *Spondylus*auge, das mit dem von *Pecten* im Wesentlichen übereinstimmt, läuft der distale Nerv in eine zellige Endplatte aus, die über dem Aussenepithel liegt. Ein Umschlag dieser Zellplatte in das Aussenepithel wurde allerdings nicht beschrieben; die Fasern treten durch die Platte hindurch zum Aussenepithel. Am embryologischen Materiale erweist sich das Aussenepithel als eine sehr frühe Sonderung der Augenblase, und aus der Art wie die Retina entsteht, nämlich durch Vorwuchern von Zellen der Blasenwandung gegen die Mitte hin, lässt sich entnehmen, dass die ursprünglich einfache Blase sich durch eine undeutliche Einschnürung in zwei Blasen teilt, deren eine von Retina und proximalem Epithel, deren andere restweise vom Aussenepithel gebildet wird. Indessen ist auch an dem von PATTEN dargestellten Jugendstadium die distale Blase distalwärts nicht geschlossen.

Entsprechend dieser Auffassung des *Pecten*auges wäre das Vorhandensein einer typischen Epithelschicht distal über der Retina mit abgewendetem Bürstenbesatz verständlich. Der Zutritt der Nervenfasern zum Aussenepithel erfolgte phylogenetisch ursprünglich wohl vom Rand her, wie es bei der Retina der Fall ist. Erst sekundär durchbrachen die Nervenfasern die jetzt nur noch in Rudimenten, bei *Spondylus* jedoch wohl vollständiger, erhaltene distale Wand der distalen Blase, durchsetzten deren gleichfalls rudimentäres Lumen und drangen von oben her zwischen die Aussenzellen ein. Erneute embryologische Untersuchungen sind im Interesse der Aufklärung dieser bemerkenswerten Verhältnisse dringend erwünscht.

Unerledigt ist die Frage, ob die Fasern des distalen Nerven mit den Aussenzellen in Zusammenhang stehen oder frei endigen. Dass sie nicht mit den Stützzellen zusammenhängen, wurde besprochen. Fortsätze sind an den Aussenzellen nicht nachzuweisen; ihre Funktion bleibt deshalb unbekannt, wenngleich aus dem Verhalten des distalen Nerven mit ziemlicher Sicherheit zu entnehmen ist, dass es sich um ein Sinnesepithel handeln dürfte.

XV. Mollusca. C. Gastropoda.

Helix pomatia L.

Haut.

Zum Vergleich mit *Chiton* und *Anodonta* sei hier die Beschaffenheit der seitlichen Fusshaut von *Helix* (Fig. 470) kurz besprochen. Zu unterscheiden ist zunächst das Epiderm von der Muskulatur, welch letztere an die primäre Leibeshöhle angrenzt. Das Epiderm bildet ein einschichtiges Epithel mit Deckzellen, Drüsenzellen und Sinneszellen. An der Muskellage lässt sich eine dicke äussere Zone von kompaktem Aussehen unscharf unterscheiden von einer Innenzone, welche an die Leibeshöhle angrenzt und von lockerer Beschaffenheit ist. Beide Zonen bestehen aus Muskelzügen und Bindegewebe nebst eingelagerten Lakunen und Nerven; in der Innenzone überwiegen Blut-

lakunen und ein lockeres Zellengewebe, das von den sog. LEYDIG'schen Zellen gebildet wird.

Das Epiderm ist von der unterliegenden Muskellage nur unscharf, nicht durch eine gesonderte Grenzlamelle, getrennt. Die Deckzellen zeigen nichts besonderes. Sie sind cylindrisch geformt und bilden eine dünne Cuticula, die vom Sarc durch einen schmalen Aussensaum getrennt ist. Schlussleisten sind leicht nachweisbar, ebenso meist Intercellularlücken, die von Brücken durchsetzt werden. Gelegentlich finden sich hier wandernde Lymphzellen; auch können die Lücken lakunenartig erweitert sein. Radial einstrahlende Enden verzweigter Muskelfasern lassen sich bei Eisenhämatoxylinfärbung gleichfalls zwischen den Deckzellen, an welchen sie zu enden scheinen, nachweisen. — Von Drüsenzellen sind Schleimzellen und Eiweisszellen vorhanden.

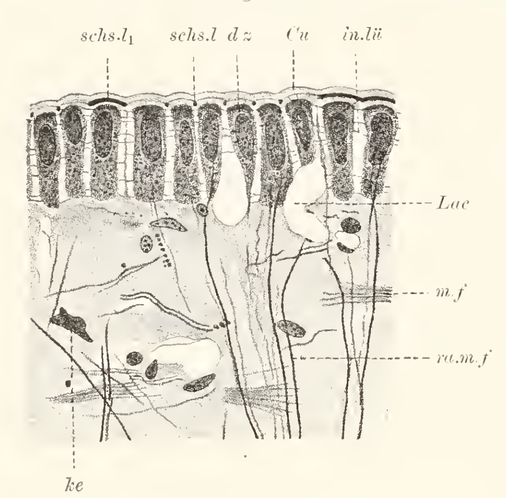


Fig. 470. *Helix pomatia*, Hautschnitt, seitlich vom Fuss. *Cu* Cuticula, *schs.l* Schlussleiste, *schs.l_1* desgl. flächenhaft, *d.z* Deckzelle, *in.lü* Intercellularlücke, von Brücken durchsetzt, *Lac* Lacune, *m.f* Muskelfasern von tangentialem, *ra.m.f* von radialem Verlauf, *ke* Bindezellkern.

Beide liegen profundoepithelial und reichen weit in die Tiefe. Im wesentlichen haben sie die Form lang gestreckter Flaschen oder Kolben mit gewundenem Halse. Der Kern liegt basal; das Sarc zeigt die Sekretkörner in verschiedener Reife und, infolge des Reagentieneinflusses, auch in wechselndem Verquellungszustand. Besonders reich häufen sich beide Zellarten an der Mantelkante an und erreichen riesige Dimensionen. Die Eiweisszellen sind ein günstiges Untersuchungsobjekt zum Studium der Funktionsphasen. Die reife Zelle ist von einer feinen, schwach färbbaren Granulation ganz erfüllt; das Sarc bildet nur einen dünnen Wandbelag (Theka, Fig. 471), welcher basal den oft unförmlich grossen, nucleomreichen und nucleolenhaltigen Kern umschliesst. Nach der Entleerung füllt sich das einschrumpfende Lumen mit dichtem deutlich längsfädigem Gerüst, in dem wieder mehr oder weniger homogene Sekretmassen auftreten. Gelegentlich trifft man auf Körner sehr verschiedener Grösse.

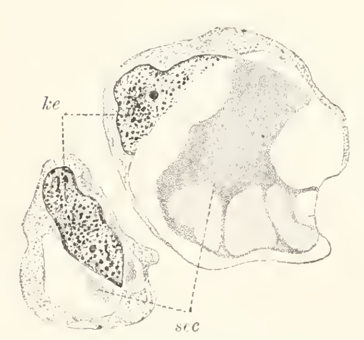


Fig. 471. *Helix pomatia*, Eiweisszellen des Epiderms, basal flächenhaft angeschnitten. *sec* Sekret innerhalb der Theka, *ke* Kern.

Die Sinneszellen sind mit der GOLGI-Methode (RETZIUS) leicht nachweisbar. Sie liegen gleichfalls profundoepithelial, sind lang ge-

streckt und sehr schlank und senden einen sensiblen Axon zu den Nervencentren; distal tragen sie ein Büschel von Sinneshaaren (FLEMMING). Ihre Verteilung ist eine lockere; zu besonderen Gruppen sind sie nirgends vereinigt. Nur an den Tentakelspitzen, wo Drüsenzellen selten sind, ordnen sie sich dichter an und bilden derart ein Sinnesfeld. Nach SAMASSA giebt es an den Tentakeln Sinneszellen mit motorischen Effektoren (siehe pag. 311).

Nach VERATTI und SMIDT kommen im Epiderm freie Terminalen eines subepithelialen zellenarmen Nervenplexus vor, die bis zur Cuticula aufsteigen, zu den Drüsenzellen in Beziehung stehen, und, wie es scheint, auch Verbindungen mit Sinneszellen eingehen. Erwähnt sei, dass ähnliche Terminalen auch am Darm vorkommen.

Die Muskulatur ist nicht als Ektopleura (Hautmuskelschlauch) zu bezeichnen, sondern gehört zur Mesopleura. Sie wird von den ventralen Endabschnitten des mächtigen sog. Spindelmuskels gebildet, der dorsal an der Schalenspindel beginnt und ventral in den Fuss ausstrahlt. Er bildet hier Faserbündel (Fig. 472), die zum Teil längs, zum Teil parallel und schräg zur Oberfläche verlaufen. Die tangentialen und schräg verlaufenden Bündel stehen in mannigfacher Wechelbeziehung zu einander und senden auch steil aufsteigende Fasern zum Epiderm empor, die mit ihren pinselartigen Endverzweigungen bis zwischen die Deckzellen vordringen. Im näheren Bereiche unter dem Epiderm fehlen gröbere Bündel und die vorhandenen schwächeren und die einzelnen Fasern sind lose verteilt, wie es sich aus der Anwesenheit der Drüsenzellen ergiebt; auch sind auf diese Region, die ferner durch reiche Anhäufung der Bindesubstanz charakterisiert ist, die radialen Fasern vorwiegend beschränkt. Alle Faserbündel verschiedenen Verlaufs sind durcheinander gemischt; besondere Schichten treten nirgends hervor. Die Fasern sind von rundlichem Querschnitt, langgestreckt, glattfibrillär und zeigen den Kern seitlich in einem geringen Sarcrest (Zellkörper) anliegen. Zwischen den Bündeln und einzelnen Fasern findet sich ein im ganzen schwach entwickeltes, faseriges Bindegewebe, welches den Zusammenhalt aller Teile bewirkt. Die Bindesubstanz besteht aus zarten Fibrillenzügen, die sich nach allen Richtungen durchflechten. Die Kerne der Bindezellen sind leicht nachweisbar und zeigen mannigfache Gestalt, wie sie durch die jeweilige Lage bedingt ist. Schwerer fällt

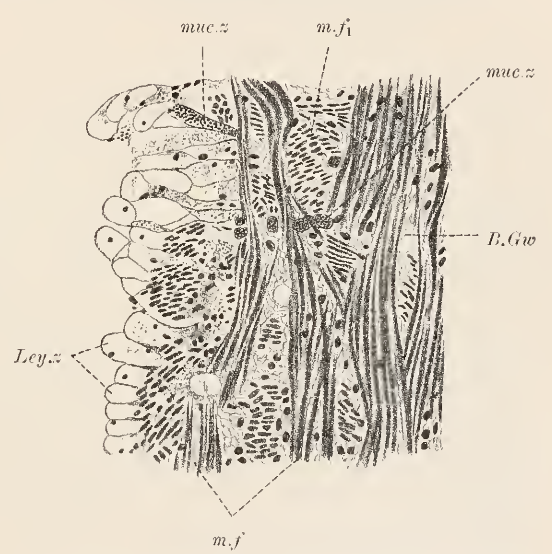


Fig. 472. *Helix pomatia,* Muskulatur des Fusses, in Angrenzung an die Leibeshöhle. *m.f* Muskelfasern, *m.f*$_1$ desgl. quer, *B.Gw* Bindegewebe, *muc.z* mucoide Zellen, *Ley.z* LEYDIG'sche Zellen.

die Feststellung der Form des Zellleibs; doch lassen sich mit Eisenhämatoxylinfärbung Stern- oder Spindelformen, sowie feine verzweigte Fortsätze, nachweisen.

Zwischen den Muskelbündeln finden sich vereinzelt Nerven, deren Beschaffenheit mit den weiter unter zu beschreibenden übereinstimmt. Ferner kommen Blutlakunen und freie Zellen von vierfacher Art vor. Die Blutlakunen haben sehr verschiedene Form und Weite und entbehren durchaus eines Endothels. Sie sind besonders reich im Umkreis der Leibeshöhle, mit der sie kommunizieren, vorhanden. Wir treffen in ihnen Leukocyten an, die von geringer Grösse sind und sich amöboid bewegen. Die Leukocyten kommen auch im Bindegewebe verstreut vor und sind ihrer Funktion nach zugleich Phagocyten, welche Fremdkörper, z. B. Bakterien oder in die Leibeshöhle injizierte Farbstoffe, aufnehmen (Cuénot).

Die zweite Art der freien Zellen sind die Pigmentzellen, die sich in der ganzen Muskulatur verstreuen, vorwiegend aber in der Nähe des Epiderms vorkommen. Ihre feinen verästelten Fortsätze, sowie die Zellkörper selbst, enthalten ein feinkörniges bräunliches Pigment. Der Kern zeigt die gleichen, oft bizarren, Formen wie die Bindezellkerne. Eine weitere Art freier Zellen sind die Leydig'schen Zellen. Sie sind von rundlicher Gestalt, ansehnlicher Grösse und bläschenförmig ausgebildet. Massenhaft häufen sie sich in der Umgebung der Leibeshöhle an. Das Innere der Zelle enthält nur ein spärliches lockeres Gerüstwerk, dagegen ist eine deutliche Membran vorhanden, welcher der Kern meist dicht anliegt. Der Kern ist rund und von geringer Grösse; bei starker Erfüllung der Zelle erscheint er abgeplattet. Im Innern sammeln sich Reservenährstoffe (Glykogen) an und treten Exkretkörner und -ballen auf.

Eine vierte Art freier Zellen sind die sog. mucoiden Körnerzellen, die in ihrem Innern runde mucinhaltige Körner aufspeichern, die nach Untersuchungen Cuénot's nicht als Reservenährstoffe zu deuten und daher unbekannter Funktion sind. Sie finden sich überall in geringer Menge verstreut und sind von länglicher Gestalt; der Kern liegt einseitig. Die Körner färben sich mit Hämatoxylin in einem violetten Tone.

Unterschlundganglion.

Das Unterschlundganglion (Fuss- und Eingeweideganglion) von *Helix*, sowie die davon ausgehenden Konnektive und Nerven sind ausgezeichnete Untersuchungsobjekte für Erforschung feinerer Strukturen. Zunächst seien die zum Cerebralganglion aufsteigenden Konnektive, dann das Ganglion selbst, in Hinsicht auf den feineren histologischen Bau, betrachtet.

Konnektiv. Im Konnektiv (Fig. 473) sind zu unterscheiden innerhalb der dünnen Neurallamelle, die ein Produkt des umgebenden Bindegewebes ist: Nervenfasern von sehr verschiedener Stärke, ein lockeres Hüllgewebe mit reichlich verstreuten Kernen und Gliazellen in peripherer Lage, von welchen aus Gliafasern radial zwischen die Nervenfasern einstrahlen, um dann in longitudinalen Verlauf umzubiegen. Ueber die Nervenfasern wird bei Besprechung des Unterschlundganglions näheres auszusagen sein. Das Hüllgewebe weicht in seiner Beschaffenheit nicht von dem der Würmer ab. Es

besteht aus einem lockeren Filz feiner plasmatischer Stränge, die in der Hauptsache longitudinal verlaufen, und die Nervenfasern umspinnen und zusammenhalten. Wie sich der Filz zu den meist länglich ausgezogenen Kernen im speziellen verhält, ist schwer genauer festzustellen. Ein eigentlicher Zellkörper konnte weder an Sublimat- noch Perenyi-Präparaten mit Sicherheit nachgewiesen werden; die von H. Smidt mittelst der Golgi-Methode erzielten Bilder, die jedenfalls zumeist auf Hüllgewebe zu beziehen sind, zeigen jedoch einen solchen, der sich in mannigfacher Weise in Ausläufer auflöst.

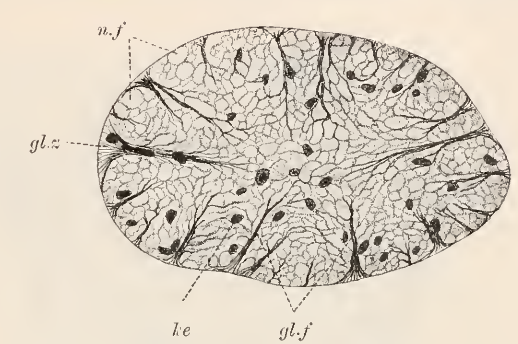


Fig. 473. *Helix pomatia*, Connectivquerschnitt. *n.f* Nervenfasern, *gl.f* Gliafasern, *gl.z* Gliazellen, *ke* Hüllzellkern.

Die Kerne des Hüllgewebes sind von verschiedener Grösse und oft unregelmässiger Gestalt. Die meisten liegen gegen die Mitte des Konnektivquerschnittes hin, wenige der Peripherie genähert. Sie färben sich dunkel; ein Nucleolus ist meist zu unterscheiden (siehe weiteres bei Ganglion).

Die Glia ist reich entwickelt. Bei gut gelungener Eisenhämatoxylinfärbung (besonders bei Sublimatkonservierung) ist das Hüllgewebe völlig blass, kaum wahrzunehmen, die Glia dagegen, wie es scheint, vollständig gefärbt. Sie wird gebildet von gestreckt oder leicht gewunden verlaufenden drahtartigen Fibrillen von intensiv schwarzblauer Färbung, die an günstigen Schnitten auf beträchtliche Strecken zu verfolgen sind, dabei die gleiche Stärke wahren und wenig Neigung zur Teilung zeigen. Ihre Anordnung ist eine sehr charakteristische. Sie strahlen von der Peripherie des Konnektivs in dichten Bündeln, die sich gegen die Konnektivmitte hin auflösen, ins Innere ein. Von solchen Bündeln sind auf dem Querschnitt eines Nerven ungefähr 6—8, an den dickeren Konnektiven eine grössere Zahl zu sehen, die gleichmässig verteilt sind und derart zierliche Figuren ergeben. Jedes Bündel erscheint auf dem Querschnitt schmal, auf dem Längsschnitt aber septenartig lang ausgezogen. Es besteht aus einer grossen Menge dicht gedrängt verlaufender Fibrillen, die an der Peripherie etwas divergieren und hier in verschiedenen Abständen kleine keilförmige Räume frei lassen, in denen die Kerne liegen. Die Fibrillen (Fig. 474) bilden einen dichten Mantel am Zellkörper, der übrigens nur durch den Kern sich markiert, während ein undifferenziertes Sarcgerüst ganz zu fehlen scheint, und biegen an der Lamelle in cirkulären, seltener in longitudinalen, Verlauf um, so dass die Lamelle innen dicht von Gliafibrillen überzogen ist. Wie die Fibrillen endigen, wurde noch nicht ermittelt. Vom radialen septenartigen Bündel zweigen einige Fibrillen zeitig ab und verlaufen zwischen den mehr peripheriewärts gelegenen Nervenfasern; die übrigen biegen erst medial in longitudinalen Verlauf um. — Mit der hier gegebenen Schilderung des Konnektivbaues stimmt der der Nerven völlig überein.

Ganglion (spez. Unterschlundganglion). Die grossen Unterschlundganglien, von denen, ausser den Konnektiven zum Hirn und zu den Buccalganglien, zahlreiche Nerven zur Muskulatur und zu den Eingeweiden ausstrahlen, zeigen auf dem Querschnitt im Innern paarige, von massenhaften Nervenfasern durchsetzte Neuropile, die in den Kommissuren zusammenhängen, und aussen einen breiten Saum von Nervenzellen, der kein geschlossener ist, sondern aus lokalisierten Packeten besteht. Die Packete bilden oft knotenartige Vorwulstungen der Ganglien, so dass die äussere Grenzkontur eine unregelmässige ist. Aber auch die Kontur des Nervenzellsaums gegen die Pile ist eine wenig regelmässige; durch Einbuchtungen in die letzteren ergeben sich bestimmte Bezirke, die wohl von verschieden funktioneller Bedeutung sind. Eine genauere Darstellung dieser formalen Verhältnisse kann hier nicht gegeben werden; betont sei, dass eine innere Neurallamelle durchaus fehlt. In den Ganglienhälften, ebenso wie in den Kommissuren, finden sich kein Bindegewebe und keine Blutgefässe.

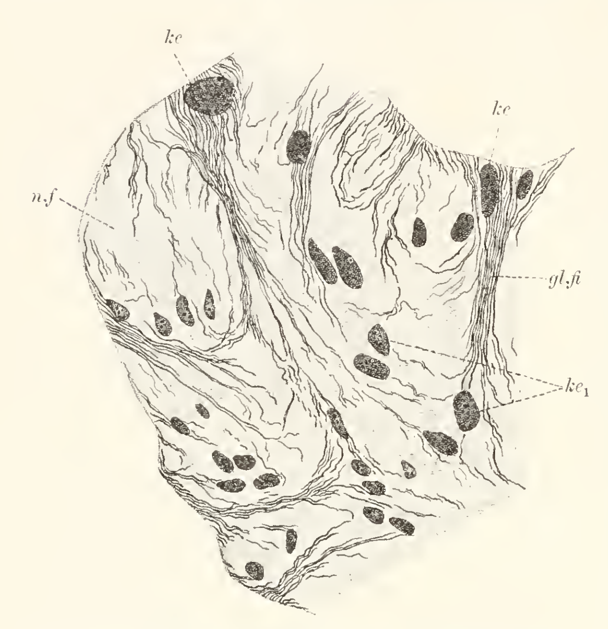


Fig. 474. *Helix pomatia*, Stück aus einem Connectivanschnitt. *ke* Kerne von Gliazellen, *gl.fi* Gliafibrillen, ke_1 Kerne von Hüllzellen, *n.f* Nervenfasern (nicht ausgeführt).

Die Nervenzellhaufen bestehen aus grossen Mengen von Nervenzellen und aus Hüllgewebe; Glia ist nicht mit Sicherheit in ihnen nachzuweisen. Die Nervenzellen (Fig. 475) sind formal alle einander sehr ähnlich und, nach Havet, in der Hauptsache unipolar. Sie zeigen ellipsoide oder kuglige Form; der Uebergang in den Axon ist ein ziemlich schroffer; bei manchen, besonders kleineren Zellen erscheint der Axon wie ein dünner Stiel, der aber bei seinem Eintritt ins Pil oder schon vorher etwas an Dicke zunimmt. Die Grösse der Nervenzellen variiert sehr, manche Zellen erreichen bedeutende Grösse. Sie verteilen sich in den dicken Packeten auf zahlreiche, jedoch nicht regelmässig geordnete Schichten; die Axone der peripheren Zellen müssen eine weite Strecke zurücklegen, ehe sie in das Pil gelangen. Meist ordnen sich diese Axone zu Bündeln, die zwischen den einwärts gelegenen Zellen verlaufen.

Die Nervenzellen besitzen durchwegs einen grossen kugeligen oder ellipsoiden Kern, dem gegenüber die Menge des Sarcs nicht selten fast spärlich erscheint. Der Kern hat eine charakteristische Struktur.

Das Nucleom ist sehr gleichmässig in ungefähr gleichgrossen, aus Körnchen zusammengesetzten, Brocken verteilt, die durch äusserst zarte Gerüstfäden verbunden werden (Fixierung mit PERENYI'scher Flüssig-

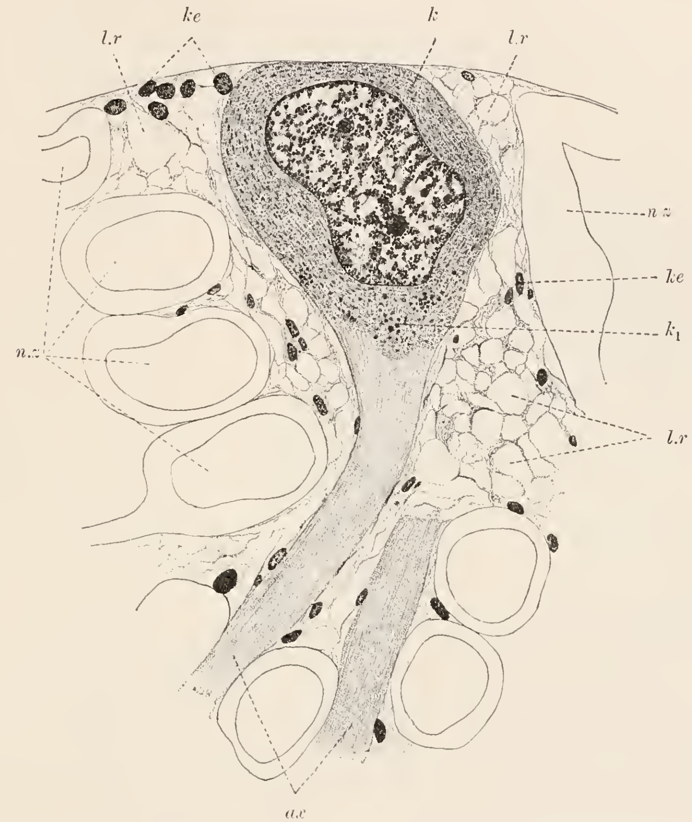


Fig. 475. *Helix pomatia,* Unterschlundganglion, Nervenzelle in situ. *k* konzentrisch zwischen den Neurofibrillen verteilte Neurochondren, k_1 grössere Körner anderer Art, *n.z* Nervenzellen, nur Umrisse derselben und der Kerne angedeutet, *a.x* Axone, *ke* Kerne des Hüllgewebes, *l.r* Lymphspalten desselben.

keit). Bei mangelhafter Konservierung ist von den Fäden nichts zu erkennen und die Brocken erscheinen als lose runde Körner. Ein grosser Nucleolus ist stets vorhanden; in den grossen Nervenzellen kommt meist eine wechselnde Anzahl derselben von verschiedener Grösse vor. Oft ist der Kern an einer Seite stark eingeschnürt, was auf die Anwesenheit eines Centralkorns (siehe unten) im benachbarten Sarc hinweist. Man sieht auch an günstigen Schnitten eine strahlige Anordnung des Kerngerüsts in der Nähe dieser Einbuchtung, gegen sie hingewendet.

Im Sarc sind viererlei Bestandteile zu unterscheiden: eine hyaline Lymphe, eingelagerte feinste Granulationen, gröbere Körner und Neurofibrillen. Die Granulationen erfüllen manchmal die Lymphe derart, dass diese sich der Beobachtung ganz entzieht; sie geben dem Sarc bei Eisenhämatoxylinfärbung einen gelblichen Grundton. Aus Lymphe und feinsten Granulationen setzt sich auch die Perifibrillärsubstanz

der Axone zusammen. Manchmal sind die Granulationen nur sehr spärlich vorhanden und der Zellkörper, sowie nicht selten auch der Axon, erscheinen hell. Derart unterscheiden sich oft kleinere Nervenzellen; aber auch die grossen zeigen gelegentlich ein gleiches Aussehen. Es handelt sich hierbei weder um durch die Konservierung hervorgerufene Unterschiede, da im übrigen die Erhaltung der Zellen eine tadellose ist; noch um bedeutsame strukturelle Differenzen zwischen bestimmten Arten von Zellen, da alle Uebergänge vorliegen; vielmehr sind es vermutlich verschieden physiologische Zustände, die sich strukturell bemerkbar machen.

Die Lymphe bildet oft grössere helle Räume im Sarc, die untereinander zusammenhängen und auch mit den Lymphbahnen des Hüllgewebes (siehe unten) durch feine periphere Lücken kommunizieren. Gelegentlich sind solche Lymphkanälchen in grosser Menge vorhanden, wobei die Fibrillen des Zellgitters und die vorhandenen Körner in die schmalen lamellenartigen Zwischenräume zusammengedrängt werden und demzufolge die Kanälchen scharf umrandet erscheinen. In diesen selbst liegen oft einzelne Körner.

Die Körner (Neurochondren) färben sich mit Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin (auch mit Methylenblau, Mc Clure). Sie finden sich in verschiedener Grösse vor und sind von unregelmässiger Gestalt; starke Vergrösserungen lösen die grösseren Körner meist in Gruppen feinerer Körnchen auf, die ohne scharfe Grenze in die Grundgranulation des Sarcs übergehen. Wahrscheinlich stammt die letztere von den Körnern ab und ist als Dissimilations- oder Zerfallsprodukt derselben anzusehen.

Manchmal, nicht immer, finden sich grössere runde Körner in den grossen Nervenzellen, die als besondere Bildungen (Mc Clure) aufzufassen sind. Ihre Anordnung ist gelegentlich eine regelmässige. Sie finden sich besonders in Gruppen in der Nähe des Axonursprungs und bilden von hier aus manchmal eine einfache konzentrische Schicht um den Kern, die aber nur stellenweis entwickelt ist. Auch die übrigen Körner sind oft reihenartig oder anscheinend in konzentrischen Schichten um den Kern geordnet (Mc Clure); diese Verteilung erscheint als Folge der Fibrillenanordnung.

Gegen den Axon hin ist eine deutliche Begrenzung der Körnelung nachweisbar; doch dringt letztere meist keilförmig ein kurzes Stück in den Axon vor, dessen hellere Substanz in den peripheren Zellbezirk übergeht und hier sich rasch verliert. Uebrigens variieren in dieser Hinsicht die Bilder, indessen springt das helle Axonsarc nur selten in medialer Richtung gegen den Kern vor, um unter scharfer Begrenzung, wie meist bei den Würmern, zu enden.

Die Neurofibrillen verlaufen im Axon leicht gewunden in grosser Zahl nebeneinander. Im Zellkörper sind sie schwer zu verfolgen. Es liess sich in manchen Elementen eine konzentrische, in anderen eine unregelmässige Anordnung der Fibrillen feststellen (Mc Clure). Die Neurofibrillen selbst scheinen in der Hauptsache äusserst zart zu sein; eine färberische Isolierung derselben ist bis jetzt noch nicht gelungen.

Erwähnt wurden schon die in grossen Zellen nicht seltenen Einbuchtungen des Kerns, in denen Mc Clure eine Sphäre mit eingelagertem Centralkorn fand. An eigenen Präparaten konnte davon nichts nachgewiesen werden.

Das Hüllgewebe bildet ein lockeres plasmatisches Maschennetz innerhalb einer reichlich entwickelten Lymphe. Kerne liegen überall verstreut und sind von verschiedener Grösse, zum Teil ziemlich klein; sie färben sich dunkel und zeigen einen deutlichen Nucleolus. Die Form der einzelnen Zellen wurde nicht genauer ermittelt (siehe bei Konnektiv). Die feinen, fädig struierten, Netzmaschen, welchen runde, mit Eisenhämatoxylin schwärzbare, Körnchen anliegen, umflechten die Nervenzellen und deren Fortsätze aufs innigste; an den grossen Nervenzellen und Axonen beobachtet man häufig ein Eindringen (Fig. 476) von Hüllzellfortsätzen, ja auch von ganzen Hüllzellen, in das Sarc (ROHDE, HOLMGREN). Glia ist in der Umgebung der Nervenzellen nicht nachweisbar. Dieser Befund ist umso sicherer, als an den gleichen Präparaten in den Konnektiven und Nerven die Glia ausserordentlich deutlich geschwärzt war. Der Zusammenhang der Lymphräume mit den Kanälchen des Nervenzellsarcs ist leicht festzustellen.

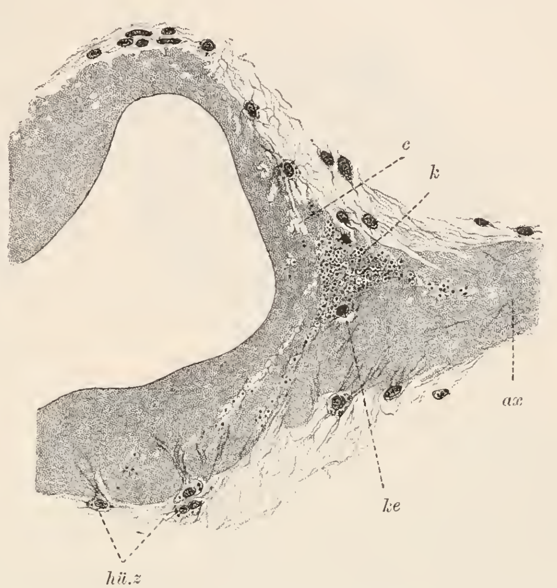


Fig. 476. *Helix pomatia*, grosse Nervenzelle aus Unterschlundganglion, teilweis dargestellt, Kern hell. *ax* Axon, *c* Kanälchen, *ke* Kern einer eingewanderten Hüllzelle (*hü.z*), *k* Körner.

Ueber die Pile ist zur Zeit wenig auszusagen. Eine genauere Analyse dürfte nur bei Anwendung verschiedener Methoden gelingen. Wir finden hier ein zartes Reticulum, das vom Hüllgewebe gebildet wird und nur wenige zugehörige Kerne enthält. In dem Reticulum liegen Nervenfasern, aller Art, deren intrapilare Endigungen, noch genauer zu studieren sind. Gliafasern scheinen nur spärlich vorzukommen; die zugehörigen Gliazellen wurden noch nicht ermittelt.

Leber.

Die Leber von *Helix* ist ein voluminöses Organ, das das Ende des in der Schale gelegenen Eingeweidesackes vorwiegend einnimmt. Es besteht aus drei Lappen, welche den Dünndarm umhüllen und mit weiten Ausführgängen in dessen Anfangsteil einmünden. Jeder Gang verzweigt sich ausserordentlich reich und läuft in eine Menge kurzer Tubuli aus; die Leber ist demnach eine verzweigte tubulöse Drüse. Es wird hier nur auf den feineren Bau der Tubuli eingegangen; die Pleura samt Gefässen und Nerven bleibt unberücksichtigt.

Das Epithel der Tubuli (Fig. 477) ist ein einschichtiges, ungleich hohes und erscheint daher auf dem Querschnitt schwach papillenartig vorgewulstet. Es besteht aus dreierlei Zellen, aus Leberzellen, Exkretzellen und Kalkzellen. Die Leberzellen sind cylindrisch geformt und etwa drei- bis viermal so lang als breit. Sie zeigen einen sehr niedrigen Stäbchensaum, sind durch Schlussleisten verbunden und besitzen ein locker struiertes Sarc, in dem der Kern basalständig liegt. Zwei Arten von Körnern sind im Sarc zu unterscheiden: kleine Leberkörner, die sich mit Eosin rot tingieren, und grössere Exkretkörner (sog. Enterochlorophyll) von gelbgrüner Eigenfarbe, die oft in Masse in der ganzen Zelle angehäuft sind. Beiderlei Körner werden gemeinschaftlich ins Lumen entleert, nicht selten unter Bildung runder Ballen, in denen sie untereinander gemischt sind. Der Kern ist von mässiger Grösse und reich an Nucleom, das ihn ziemlich dicht erfüllt.

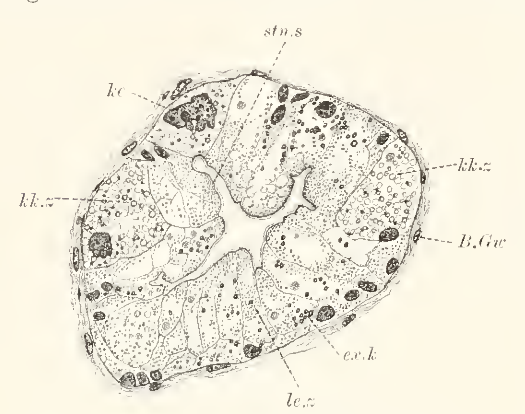


Fig. 477. *Helix pomatia*. Querschnitt eines Lebertubulus. *le.z* Leberzelle, *ex.k* Exkretkörner, *kk.z* Kalkzelle, *kc* polymorpher Kern einer solchen, *B.Gw* Bindegewebe, *stn.s* Stäbchensaum.

Die Leberzellen besitzen nutritorische Funktion, da sie Fette und andere durch den Mund eingeführte Nährstoffe zu resorbieren vermögen (Biedermann und Moritz, Cuénot). An der sekretorischen Funktion ist jedoch, entsprechend den mitgeteilten Befunden, nicht zu zweifeln, um so weniger als die folgenden Zellarten nicht als Drüsenzellen angesprochen werden können.

Die Exkretzellen zeigen formal eine auffallende Aehnlichkeit mit den Exkretzellen der *Astacus*leber. Sie bilden im reifen Zustande runde Blasen, die mit einem kurzen dreieckigen Stiel an der Grenzlamelle anhaften und den platten Kern am Uebergang zur Blase zeigen. In der Blase findet sich eine helle Flüssigkeit und ein grosser Exkretballen von ähnlich gelbgrüner Färbung wie die Exkretkörner der Leberzellen, der sich aber im Gegensatz zu letzteren mit Osmiumsäure rasch und stark schwärzt. Er stellt ein Bläschen vor, das selbst wieder vakuolige Struktur und einen flüssigen Inhalt aufweist, und entsteht durch Zusammenfluss kleinerer Bläschen, die einzeln in der zunächst schlanken Zelle auftreten, aber rasch an andere sich anlegen und nach und nach innig untereinander verschmelzen. Durch Platzen der Vakuole gelangt der Exkretballen ins Tubuluslumen und von hier durch den Darm nach aussen. Nach Cuénot giebt es zwei Arten von Exkretzellen gemäss dem verschieden färberischen Verhalten bei Injektion von Farbstoffen intra vitam.

Die Exkretzellen werden von den meisten Autoren als Drüsen- und zwar als Fermentzellen gedeutet. Indessen wiederspricht schon die strukturelle Beschaffenheit der Zellen dieser Deutung durchaus,

vor allem aber erwiesen die CUÉNOT'schen physiologischen Untersuchungen den Irrtum.

Die von BARFURTH entdeckten Kalkzellen liefern phosphorsauren Kalk. Man erkennt in ihnen runde Körner mässiger Grösse, die sich zunächst mit Hämatoxylin lebhaft blau färben, später aber farblos bleiben und sich reichlich in den Gerüstmaschen des Sarcs verteilen. Sie zeigen an den Präparaten selten lebhaften Glanz, sind oft überhaupt nicht nachweisbar. Beim ersten Auftreten sind sie sehr klein; später gleichen sie Bläschen mit dünner färbbarer Rinde. Ausser durch diese eigenartigen Körner zeichnen sich die Zellen noch in zweierlei Hinsicht charakteristisch aus. Sie haben eine niedrig konische Form, sitzen mit breiter Basis der Grenzlamelle auf und scheinen das Tubuluslumen nicht immer zu erreichen. Ferner besitzen sie stets einen auffallend grossen Kern von unregelmässiger gelappter Form, der sehr reich an Nucleinkörnern ist und auch einen grossen Nucleolus enthält. Nicht selten ist Kernzerfall zu konstatieren. Manche Kalkzellen enthalten bis fünf kleinere Kerne.

Niere.

Die Niere von *Helix* ist ein voluminöses Organ, das an der Decke des Lungensackes in unmittelbarer Nähe des Herzbeutels (Perikard) liegt. Ein unscheinbares Nephrostom führt aus dem letzteren in den Nephridialkanal, welcher einen weiten Sack (Nierensack) bildet, der durch reichlich entwickelte, weit vorspringende, Falten innen abgeteilt wird. Der Sack geht über in den Ausführungsgang (Nephrodukt), dem seitlich eine Harnblase ansitzt und der neben dem After durch den Nephroporus nach aussen mündet.

Hier wird allein das charakteristische Epithel des Nierensackes betrachtet. Es besteht aus cylindrischen Nephrocyten (Fig. 478) von geringer Höhe mit basalständigem Kerne und grosser distaler Exkretvakuole, die gewöhnlich ein Konkrement von beträchtlichem Umfange enthält. Manchmal liegt das Konkrement direkt im Sarc eingeschlossen, was sich nach CUÉNOT aus Wassermangel im Organismus, bei Tieren, die an trockenen Orten leben, erklärt. Durch Injektion von wässerigen Flüssigkeiten in die primäre Leibeshöhle wird die Bildung der Vakuolen ermöglicht. Jedes Konkrement besteht aus einer organischen Grundlage und enthält Harnsäure. Die organische Grundlage wird von konzentrisch geschichteten zarten Häuten und einem dichteren Kern gebildet; beide dürften sich wohl vom Zellgerüst ableiten. Die Harnsäure bedingt den intensiven Glanz und die radialfaserige Struktur der Konkremente. Ueber die Entstehung derselben ist nichts genaueres bekannt. Sie werden durch Eröffnung der Vakuolen ausgestossen und gelangen in unverändertem Zustande nach aussen (CUÉNOT). Nach KOWALEWSKY färben sie sich mit Indigocarmin blau; indessen zeigt das Exkret der Niere, nicht wie man, diesem Befund entsprechend, erwarten sollte, eine alkalische, sondern eine stark saure Reaktion (CUÉNOT).

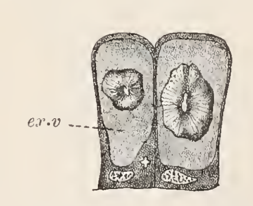


Fig. 478. *Helix pomatia*, Nierenzellen. *ex.v* Exkretvakuole.

B. Coelenteria.

c) Cnidaria.

XVI. Cnidaria. A. Hydrozoa.

Hydra fusca L.

Uebersicht.

An Quer- und Längsschnitten (Fig. 479) ist die gesamte Organisation leicht zu überblicken. Der Querschnitt ist in allen Körperregionen kreisrund, nur bei Auftreten der Genitalzellen durch diese in seiner Form beeinflusst, insofern das Ektoderm dann lokal höckerartig (Genitalhöcker) verdickt ist. Es treten bei ein und demselben Tier sowohl Hoden, als auch Ovarien, letztere nur unter günstigen Bedingungen auf (über Ovarien siehe *Tubularia*). Die Hoden finden sich im Bereich der distalen Körperhälfte, in geringerer oder grösserer Zahl nebeneinander. Der Längsschnitt des Tieres zeigt die Form eines langgestreckten, über der mittleren Höhe leicht geschwellten, Cylinders, von dessen distalem Ende seitwärts die Tentakeln entspringen. Die Cylinderbasis, welche zur Festheftung dient, wird als apikale Fläche oder Fussscheibe, das distale Ende, das den Mund trägt, als Mundscheibe oder orale Fläche bezeichnet. Am Körper sind ausser der Mund- und Fussscheibe noch zwei unscharf in einander übergehende Regionen zu unterscheiden: eine orale oder Genitalregion, die von den Tentakeln bis etwa zur Mitte reicht, und eine apikale Region, von der Mitte bis zur Fussscheibe reichend.

Der Körper besteht aus dem äusseren Ektoderm, aus der mittleren dünnen Grenzlamelle und aus dem inneren Entoderm. Beide Epithelien biegen am Mund (Urmund) ineinander um, sind aber durch ihren histologischen Charakter leicht auseinander zu halten. Für das Ektoderm ist das Vorhandensein von Nesselzellen, für das Entoderm, speziell der oralen Region, das von Schleimzellen charakteristisch. Die Grenzlamelle (gewöhnlich Stützlamelle genannt) ist ein Produkt beider Blätter. Ihr liegt aussen eine einfache Schicht von Längsmuskelfasern, innen eine gleichbeschaffene von etwas schwächeren Ringmuskelfasern an. Erstere sieht man am besten auf dem Querschnitt, letztere auf dem Längsschnitt, da sie quer-

getroffen als glänzende Punkte am deutlichsten hervortreten. Während das Ektoderm wenig Differenzen in der Epithelhöhe, ausgenommen in der Genitalregion, zeigt, ist das Entoderm abwechselungsreicher gestaltet. Es bildet hohe längsverlaufende Epithelfalten (Taeniolen), die an der Mundscheibe kräftig entwickelt sind, aber in wechselnder Zahl (ca. 7) vorkommen und im übrigen Bereiche des Körpers mehr den Charakter länglich ausgezogener Papillen annehmen. Die Fussscheibe zeigt eine glatte und relativ niedrige Entodermfläche. Von der Fussscheibe ist ferner noch eine mittlere Unterbrechung der Stützlamelle zu erwähnen, an der Ektoderm und Entoderm direkt aneinander stossen (Exkretporus).

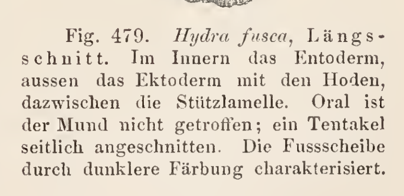


Fig. 479. *Hydra fusca*, Längsschnitt. Im Innern das Entoderm, aussen das Ektoderm mit den Hoden, dazwischen die Stützlamelle. Oral ist der Mund nicht getroffen; ein Tentakel seitlich angeschnitten. Die Fussscheibe durch dunklere Färbung charakterisiert.

Ektoderm.

Das Ektoderm enthält fünf Arten von Zellen, nämlich Deckmuskelzellen, Nesselzellen, Nervenzellen, Genitalzellen und Bildungszellen. An der Begrenzung der Oberfläche nehmen nur zwei Arten teil, die Deckmuskel- und Nesselzellen, von denen aber wiederum nur die ersteren immer die ganze Dicke des Epithels durchsetzen, die letzteren dagegen zumeist die Basis nicht erreichen, sich also in tektiepithelialer Lage befinden. Die übrigen Elemente liegen basiepithelial, zwischen die Deckmuskelzellen eingeschoben. Während Deckmuskel- und Nervenzellen überall vorkommen, letztere allerdings in schwankender Zahl, fehlen die Nesselzellen an der Fussscheibe und die Bildungszellen an den Tentakeln, wenigstens in deren distalem Bereiche. Die Genitalzellen sind ganz auf die Genitalregion beschränkt, wo sie sich in grösserer Anzahl zeitweis anhäufen.

Deckmuskelzellen. Die Deckmuskelzellen (Fig. 480) sind, je nach der Höhe des Epithels, von cylindrischer, kubischer oder platter Form; am längsten sind sie in den Genitalhöckern, wo sie durch die Genitalzellen, gedehnt erscheinen, am niedrigsten auf den Tentakeln. An der Fussscheibe zeigen sie eine drüsige Ausbildungsweise, im übrigen ist ihr Bau ein vakuolärer. Zum einleitenden Studium empfehlen sich am meisten die Fussscheibenzellen, mit denen daher begonnen wird. Sie sind entweder rein cylindrisch geformt oder distalwärts leicht geschwellt. Ihre Höhe übertrifft die Dicke etwa um das vierfache; der Kern liegt in mittlerer Höhe oder wenig basalwärts ver-

schoben. Das Sarc enthält deutlich längsverlaufende Fäden, an denen in der oberen Zellhälfte runde Körner angereiht sind, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen, sich aber gegen Hämatoxylin

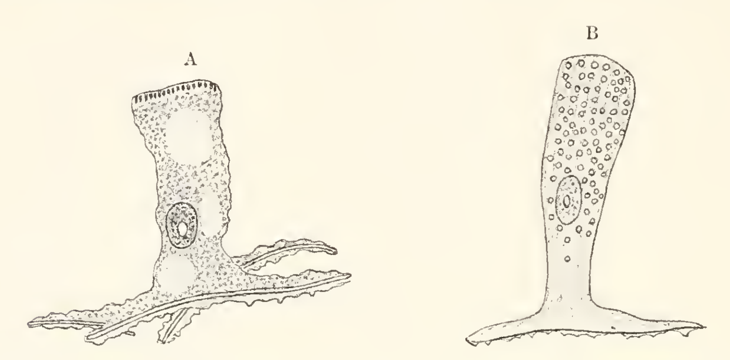


Fig. 480. *Hydra fusca*, Deckmuskelzellen, A von der oralen Region, B von der Fussscheibe mit Sekretkörnern. Eingezeichnet sind in A Vakuolen und distal die körnige Limitans, in B Sarcfäden. Nach K. C. SCHNEIDER.

ablehnend verhalten. Es handelt sich um Sekretkörner, die gelegentlich auch in verquollenem Zustande vorliegen. Der distale Zellabschnitt ist dann geschwellt und das Sekret bildet eine homogene Masse zwischen den unregelmässig auseinander gedrängten Fäden. Ausgestossen dient das Sekret zur Anheftung der Fussscheibe an die Unterlage, wozu übrigens auch Pseudopodien Verwendung finden (siehe unten).

Dass es sich bei den Fussscheibenzellen nicht um eine besondere Drüsenzellart handelt, ergiebt sich aus dem Vorhandensein von Muskelfasern an ihnen, sowie daraus, dass auch den übrigen Deckmuskelzellen Körner gleicher Art, allerdings nur spärlich und nicht immer, zukommen. Bei den echten Deckmuskelzellen ist das Sarc durch grosse Vakuolen derart aufgelockert, dass meist nur eine dünne Rindenschicht und wenige zarte Stränge im Innern erhalten bleiben. In Umgebung der Fussscheibe vollzieht sich ein ziemlich rascher Uebergang beider Zellformen ineinander. Die distale körnerhaltige Zone wird flacher und bildet zuletzt nur eine dünne Grenzschicht. In der seitlichen Rinde sind an günstigen Stellen längsverlaufende Fäden zu unterscheiden. Die vakuolige Zelle ist dicker als die vakuolenfreie. Der Kern liegt in der Rinde oder in den inneren Sarcsträngen, die am besten an isolierten Zellen zu unterscheiden sind.

Gegen aussen ist die distale Grenzschicht durch eine dünne, aber scharfe, Linie begrenzt, die sich bei starken Vergrösserungen in glänzende Körnchen auflöst, zwischen denen die helle Zwischensubstanz die Peripherie erreicht. Als Cuticula ist diese Körnerreihe nicht zu deuten, da sie sich in keiner Weise scharf vom Sarc sondert; sie repräsentiert eine körnig entwickelte Limitans.

Das basale Zellende ist durch Ausbildung einer Muskelfaser charakterisiert. Diese verläuft als kräftige glatte Faser, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt, in der Längsrichtung des Tiers auf der Stützlamelle, umgeben von Sarc, das eine zarte Belegschichte bildet. Der Zellkörper verbreitert sich entsprechend der Faser basal ein wenig, und geht derart allmählich in den Sarcbelag über; man sieht

besonders deutlich an den Fussscheibenzellen, dass die Sarcfäden gegen die verbreiterte Zellbasis hin divergieren; ihr weiteres Verhalten lässt sich nicht feststellen. Eine fibrilläre Struktur der Faser war nicht zu unterscheiden, doch dürfte letztere keineswegs allein eine Elementarfibrille, vielmehr ein dünnes Bündel solcher, vorstellen. Die Faserlänge hängt von der Kontraktion ab. Es konnten Fasern von fast $^1/_2$ mm Länge isoliert werden. Ausserhalb des Zellterritoriums schieben sich die Fasern unter die benachbarten, entsprechend gelegenen, Zellen. Dergestalt gewinnt es den Anschein, als ob mehrere Fasern zu einer Zelle gehörten; doch lehren gelungene Isolationen, dass höchst wahrscheinlich immer nur eine Faser zu jeder Zelle gehört.

Das Sarc vermag sich distal in kurze spitze Pseudopodien auszuziehen, die besonders von der Fussscheibe und von den Tentakeln (Zykoff) bekannt sind. Mittelst der Pseudopodien heftet sich das Tier fest und wandert durch abwechselnde Fixation der Tentakeln und der Fussscheibe frei an einer Unterlage, z. B. an einer Glasscheibe. Die Fussscheibenzellen ziehen sich bei solcher Gelegenheit zu beträchtlicher Länge aus (Hamann). Wahrscheinlich liefern die beschriebenen Sekretkörner, die ja allen Deckzellen zukommen, das eigentliche Bindemittel, mittelst dessen die Festheftung geschieht.

Der Kern hat ellipsoide Gestalt und ist typisch bläschenförmig. Im Innern liegen ein grosser oder zwei kleinere Nucleolen; die feinen Nucleinkörner verteilen sich lose am lockeren Gerüst. Mitotische Teilungsfiguren wurden in wenigen Fällen beobachtet.

Die Deckmuskelzellen schliessen wohl nirgends dicht aneinander; bei Flächenbetrachtung lassen sich schon dicht unter der Limitans schmale intercelluläre Spalträume unterscheiden, die, wie es bei Isolationen den Anschein hat, von feinen Brücken (?) durchsetzt werden. Basalwärts sind, vor allem in den oberen Regionen des Tieres, die Intercellularräume, infolge der Einlagerung anderweitiger Elemente, mehr oder weniger stark erweitert und demnach die Zellen stellenweise eingebuchtet und oft von unregelmässigen Umrissen. Besonders in der Genitalregion sind die Zellen in ganzer Höhe durch die massenhaft angehäuften Genitalzellen weit auseinandergedrängt und in lange dünne Säulen umgewandelt, die sich nur ganz distal erweitern und hier noch eine Vakuole umschliessen. Der Kern liegt an der Basis dieser distalen Erweiterung oder tiefer in der Säule. — Schlussleisten wurden nicht beobachtet, doch spricht die scharfe seitliche Begrenzung der Zellen am distalen Ende für ihre Anwesenheit. Die Grenzlinien bilden polygonale Figuren und verlaufen leicht gewellt.

Nesselzellen. Die Nesselzellen (Fig. 481) sind die für das Cnidarierektoderm charakteristischen Elemente. Sie liegen im ausgebildeten Zustande tectiepithelial, während der Entwicklung basiepithelial. An den Tentakeln, wo sie in besonders reicher Zahl vorkommen, sind sie sogar den hier niedrigen und umfangreichen Deckzellen eingelagert. Jede Nesselzelle enthält im Sarc ein Nesselorgan (Cnide), das im ausgebildeten ruhenden Zustande im wesentlichen 3 Bestandteile aufweist: eine äussere harte Hülle (Kapsel), das von der Kapsel umschlossene Sekret und den Schlauch der sich im Sekret spiralig aufwindet. Es wird hier nicht auf die feineren Strukturen des Nesselorgans eingegangen, da darüber ein besonderes Kapitel (siehe bei *Physophora*) handelt. Hier seien

nur die verschiedenen Formen, in denen bei *Hydra* die Cniden auftreten, erwähnt.

3 Typen von Cniden sind zu unterscheiden. Eine relativ grosse ovale Form, deren Grösse übrigens Schwankungen unterworfen ist, eine stabförmige Art, die auch Schwankungen in der Grösse zeigt, und eine kleine birnförmige. Die letztere ist auf die Tentakeln beschränkt; vom Körper sind vorwiegend die Mundscheibe und die orale Region mit Cniden ausgestattet; an der Fussscheibe fehlen sie ganz.

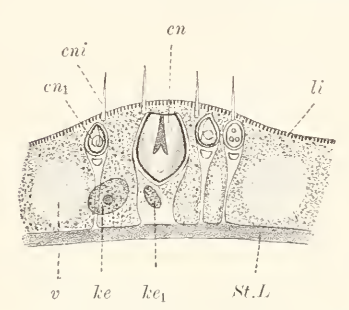


Fig. 481. *Hydra fusca*, Ektoderm des Tentakels, nach K. C. Schneider. *ke* Kern einer Deckzelle, ke_1 Kern einer Nesselzelle, *cn* grosse ovale Cnide, cn_1 kleine birnförmige Cnide, *cni* Cnidoeil, *li* Limitans, *v* Vakuole, *St.L* Stützlamelle.

Die Zellen mit ovalen Cniden liegen am Körper tectiepithelial, an den Tentakeln echt epithelial. Im ersteren Falle ist der Zellleib abgerundet, im letzteren cylindrisch gestreckt. Immer liegt die Cnide distal, dicht unter der Zelloberfläche. Wir unterscheiden an ihr einen abgerundeten basalen Fusspol und einen abgestutzten distalen Entladungspol. Am letzteren ist die Kapselwand unterbrochen, aber die Oeffnung durch einen Deckel verschlossen. Die Oeffnung durchbricht übrigens nur die äussere Wandschicht (Sclera), während die innere (Propria) sich in den Schlauch umschlägt, der mit einem weiten Basalstück, das gegen den Fusspol hin verläuft, beginnt und dann zum dünnen Faden wird, der sich um das Basalstück spiral aufwindet. Im Innern des Basalstückes liegen kräftige Dornen (Stilette), die bei der Entladung am sich umstülpenden Schlauche nach aussen zu liegen kommen und schräg vom Basalstück abstehen. Durch den Schlauch gelangt das Sekret nach aussen.

Das distale Zellende zieht sich einseitig neben der Cnide in eine kurze Röhre (Cnidocilröhre) aus, in der ein dicker Sinnesstift (Cnidocil) liegt und über sie frei hervorragt. Der Kern liegt neben oder unter dem Fusspol der Cnide im dünnen Sarcmantel (Theka); er ist, wie auch bei den anderen Nesselzellarten, klein, abgeflacht und feinkörnig struiert.

Die Zellen mit stäbchenförmigen Cniden liegen überall tectiepithelial. Ausser in der Form liegt ein Unterschied zu den ovalen Cniden auch in der Beschaffenheit des Schlauches vor: dieser entbehrt des Basalstücks und trägt bei den kleineren Exemplaren durchgehends einen Besatz von winzigen Stiletten, die sich in dreifacher Spirale anordnen. Auch an den birnförmigen Cniden fehlt ein Basalstück des Schlauches, doch fehlen auch die Stilette. Die Cnidocils sind hier besonders lang. Jede Zelle erreicht die Grenzlamelle und zeigt die Theka in eine Stützfaser ausgezogen. Bei der Entladung windet sich der Schlauch dieser Cnidenart charakteristisch spiral auf.

Ueber die Entwicklung und Entladung wird gleichfalls an anderer Stelle (*Physophora*) ausführlich berichtet. Hier seien nur ein paar Punkte erwähnt. Die jungen Cnidocyten kommen vorwiegend in der oralen Region und auf der Mundscheibe vor und wandern von hier,

in einer bestimmten Periode, entweder nur direkt zur Epitheloberfläche empor oder auf die Tentakeln aus. Letztere Ortsveränderung ist aus dem Mangel an Bildungsstadien auf den Tentakeln mit Notwendigkeit zu folgern, da jede Zelle nach der Cnidenentladung ausgestossen wird und ein Ersatz bei dem reichen Cnidenverbrauche notwendig ist. Die Cnidoblasten sind von rundlicher Form und zeigen in den jüngeren Stadien die Cnide mit dem extrakapsulär angelegten Schlauche, in älteren den Schlauch in die Kapsel eingestülpt. Der Cnideninhalt schwärzt sich leicht mit Osmiumsäure und Eisenhämatoxylin. Die Zellen liegen in Gruppen zusammen, welche die gleichen Entwicklungsstadien aufweisen und sich von einer Mutterzelle (Bildungszelle) ableiten.

Bemerkenswerte Befunde ergaben vitale Färbungen mit Neutralrot (Prowazek). Nur bei den oralen Cniden diffundiert das Sekret bei der Entladung durch die Schlauchwand; bei den stabförmigen tritt es durch eine distale Schlauchöffnung aus, bei den birnförmigen verbleibt es überhaupt im Schlauche. Es wird durch Neutralrot gefärbt und zwar nicht allein nach, sondern vor allem bei den kleinen Cniden auch vor der Entladung. Daraus ergiebt sich, dass die Sclera nicht völlig undurchlässig ist. Ueber die Bedeutung dieses Befundes siehe bei *Physophora*.

Nervenzellen. Die Nervenzellen (Fig. 482) sind nur an Isolationspräparaten zu studieren. Sie finden sich basiepithelial zwischen den Deckzellen, der Muskelschicht aufgelagert; man kann sie an den Tentakeln, bei vorsichtiger Abpinselung des macerierten Epiderms von der Lamelle, auf den Muskelfasern oft schön in situ beobachten. Der kleine Zellkörper ist bi- oder multipolar geformt; die von ihm ausgehenden feinen Fortsätze können auf lange Strecken verfolgt werden und verzweigen sich wieder. Alle Fortsätze erscheinen gleichartig. Sie sind glatt begrenzt oder leicht körnig geschwellt (varicös). Ueber die feineren Strukturen liegen genaue Angaben nicht vor. Der Kern ist klein, entbehrt eines grossen Nucleolus und enthält nur feine Nucleinkörner eingelagert.



Fig. 482. *Hydra fusca,* ektodermaler Nervenplexus. Nach K. C. Schneider Die parallelen Linien stellen die Längsmuskelfasern auf der Stützlamelle dar.

Betreffs der Endigungsweise der Fortsätze liess sich feststellen, dass letztere einerseits mit denen anderer Nervenzellen in Verbindung stehen, andererseits an den Sarcbelag der Muskelfasern, vielleicht

auch an die Nesselzellen, herantreten. Durch diese Zusammenhänge kommt ein nervöser Faserplexus im ganzen Ektoderm basiepithelial zu Stande, der geeignet erscheint, lokale Reize über das ganze Tier auszubreiten. Am dichtesten ist der Plexus auf der Mundscheibe. Hier liegen die Zellen nahe beieinander; doch kommen sie auch reichlich auf den Tentakeln, an der oralen Körperregion und auf der Fussscheibe vor. An der apikalen Region sind sie in geringerer Zahl vorhanden, aber gerade hier wegen des spärlichen Vorkommens anderer basiepithelialen Elemente am besten aufzufinden.

Genitalzellen. Die männlichen Genitalzellen, welche hier allein betrachtet werden (über die Eizellentwicklung siehe bei *Tubularia*), treten periodenweis auf und bilden die Genitalhöcker, welche in der oberen und mittleren Körperregion sich verteilen. Hier häufen sie sich in grosser Menge zwischen den weit auseinander gedrängten, stark verlängerten, Deckzellen in regelmässiger Verteilung derart an, dass die Spermogonien basal über den Muskelfasern, die Muttersamen etwa in mittlerer Höhe oder tiefer, die reifen Spermien im übrigen Raume liegen. Auch zwischen den Genitalhöckern finden sich Gruppen von Spermogonien, aber nur vereinzelt. Die Spermogonien sind von den Bildungszellen nicht zu unterscheiden; sie sind sarcarm und besitzen einen relativ grossen bläschenförmigen Kern. In den Muttersamen, die zuletzt durch fortgesetzte mitotische Teilung aus ihnen hervorgehen, ist ein Nucleolus nicht deutlich zu unterscheiden; sie sind kleiner und noch ärmer an Sarc. In der betreffenden Zone findet man meist Zellen in der Reifeteilung begriffen. Die heterotypischen Miten bilden eine sehr dichte Figur, an der feinere Strukturen nicht zu erkennen sind. Die jungen Spermien sind klein und zeigen das Nucleom zu einem halbkugelförmigen Klumpen zusammengeballt. Es entwickelt sich der Schwanzfaden; zugleich streckt sich der winzige, erst kugelige, Zellkörper und gewinnt bei völliger Reifung die Form eines kurzen schlanken Kegels, der an der Grenze zum Schwanzfaden aus dem flachen Mittelstück, am freien Ende aus dem kegelförmigen, intensiv färbbaren, homogenen Kopf besteht (Fig. 174). Die Spermienschwänze sind sämtlich gegen die Peripherie des Epithels gewendet. Durch Auseinanderweichen der distalen Deckzellenden gelangen die schlagenden Spermien nach aussen.

Bildungszellen. Basiepithelial finden sich, vor allem in der oralen Region, kleine rundliche oder kubische Zellen mit bläschenförmigem Kerne, die als Bildungszellen der Nessel- und Genitalzellen, vielleicht auch der Nervenzellen, aufzufassen sind. Zwischen einer ganz jungen Nesselzelle und einer Urgenitalzelle ist, ausser im Auftreten der zuerst winzigen Cnide, kein Unterschied nachweisbar; aber auch zu den Nervenzellen finden sich Uebergänge. Bei Epithelregenerationen werden auch Deckzellen von ihnen geliefert. — Das spärlich entwickelte Sarc ist von dichter Beschaffenheit und zeigt keine Besonderheiten. Auf den Tentakeln finden sich Bildungszellen nur proximalwärts.

Entoderm.

Das Entoderm besteht aus Nährmuskelzellen, zwei Arten von Drüsenzellen (Schleim- und Eiweisszellen), Sinneszellen, Nervenzellen und Bildungszellen. Letztere beiden Arten sind, wie im Ektoderm, basiepithelial gelegen und kommen nur in spärlicher

Anzahl vor. Die Schleim- und Sinneszellen sind vorwiegend auf die Mundscheibe und auf die orale Region beschränkt.

Nährmuskelzellen Die Nährmuskelzellen (Fig. 483 A) sind hohe cylindrische Zellen mit leicht verdicktem distalem Abschnitt, der mit konvexer Wölbung endet und 2 lange Wimpern trägt, die an Schnitten selten, leicht dagegen am Isolationsmaterial, nachzuweisen sind. Am höchsten, etwa doppelt so hoch als die Deckzellen, sind die Nährzellen in den Taeniolen, am niedrigsten an den Tentakeln und an der Fussscheibe. In den Längswülsten neigen sich die kolbigen Enden der seitlich gestellten Zellen gegen die angrenzenden Furchen hin. Das Sarc ist bei Mangel an Nährmaterial ein ausgesprochen vakuoliges, ja es besteht meist nur aus einer dünnen Rinde, die eine lange grosse Vakuole umschliesst; oder es kommen zarte innere Gerüststränge vor, welche die Vakuole abteilen. In der Rinde liegen wohl immer Körner verschiedener, oft beträchlicher, Grösse vor, die als Nährsubstanzen und als Trophochondren zu deuten sind. Bei Nahrungsaufnahme sind die Zellen oft völlig von den ersteren erfüllt; es finden sich auch frische oder entleerte Nesselkapseln, die direkt dem, mittelst der Cniden abgetöteten, Beutetiere entstammen. Nach Claus u. a. erfolgt bei den Hydroiden die Nahrungsaufnahme durch Umfliessen der noch nicht völlig verdauten Nährstoffe vermittelst Pseudopodien am distalen Zellteil. Im Sarc finden sich ferner bräunliche kleine Exkretkörner von krystallinischer Form, oft zu Ballen zusammengedrängt. Bei *Hydra viridis* enthalten die Nährzellen auch symbiotisch lebende kugelige Algen (Zoochlorellen). Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass auch protozoische Parasiten fraglicher Natur in den Nährzellen vorkommen können.

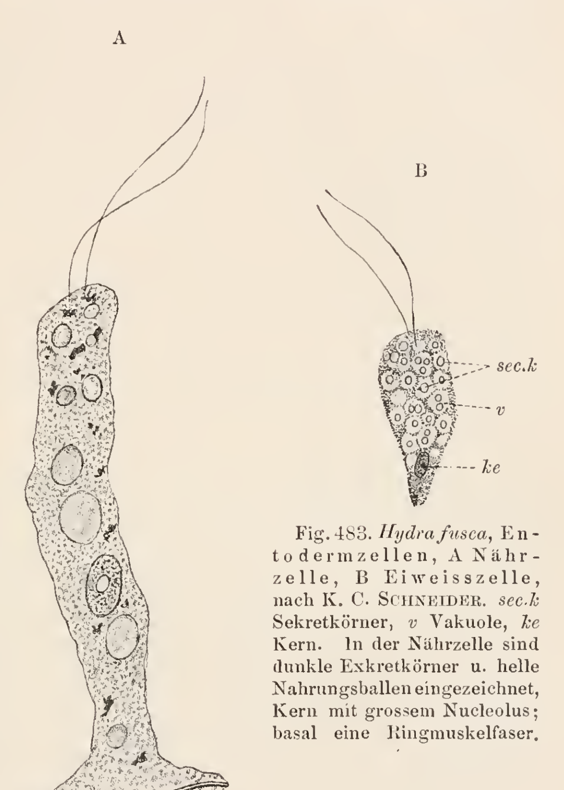


Fig. 483. *Hydra fusca*, Entodermzellen, A Nährzelle, B Eiweisszelle, nach K. C. Schneider. *sec.k* Sekretkörner, *v* Vakuole, *ke* Kern. In der Nährzelle sind dunkle Exkretkörner u. helle Nahrungsballen eingezeichnet, Kern mit grossem Nucleolus; basal eine Ringmuskelfaser.

Die Wimpern stehen dicht beieinander; über ihr Verhalten zum Sarc war nichts genaueres festzustellen. Eine Limitans, wie sie den Deckmuskelzellen zukommt, fehlt. Basal bildet jede Zelle eine zarte und kurze Muskelfaser, die in der Querrichtung des Tieres verläuft. Ein dünner Sarcüberzug ist hier besonders deutlich nachweisbar. — Der Kern liegt in mittlerer Höhe oder höher, der Rinde

oder den Gerüststrängen eingebettet; er ist, gleich denen der Deckmuskelzellen, ellipsoid, bläschenförmig und mit einem grossen Nucleolus ausgestattet.

Schleimzellen. Schleimzellen finden sich allein in den hohen Wülsten des Entodermeingangs und sind hier reichlich zwischen den Nährmuskelzellen vorhanden. Sie besitzen nur geringe Länge und sind cylindrisch geformt, mit distaler Bauchung und mit verschmälertem basalem Ende, das, je nach der Höhe des Epithels, mehr oder weniger weit von der Lamelle entfernt liegt. Der Kern, welcher nichts besonderes zeigt, liegt im basalen Endzipfel; das übrige Sarc ist mit Körnern erfüllt, die sich mit Hämatoxylin intensiv bläuen und nicht selten zu Bläschen oder zu einer homogenen Schleimmasse verquollen sind.

Eiweisszellen. Die Eiweisszellen sind unscheinbarer an Grösse als die Schleimzellen, haben im übrigen eine ähnlich kurz cylindrische oder fast kegelförmige Gestalt, mit basal gelegenem Kerne. Gelegentlich zieht sich das spitze basale Ende in einen dünnen Fortsatz aus, der gegen die Stützlamelle hin verläuft. Im Zustand völliger Erfüllung mit Sekretballen sind sie fast kugelig angeschwollen. Gleichwie bei den Nährmuskelzellen finden sich 2 oder auch 3 Wimpern auf der Endfläche.

Im Sarcgerüst, das sich leicht mit Hämatoxylin färbt, liegen die grossen Sekretkörner in Vakuolen eingeschlossen. Sie färben sich schwach mit Säurefuchsin, intensiv mit Orange und Eisenhämatoxylin. Ihre Grösse ist verschieden, ferner lässt sich granulärer Zerfall an secernierenden Zellen nachweisen; das Sekret wird in Form feiner Granulationen ausgestossen.

Die Färbbarkeit des Sarcs ergiebt sich aus der Anwesenheit junger Sekretkörnchen, die ja ziemlich allgemein bei Eiweisszellen zunächst durch Hämatoxylin gefärbt werden. Besondere Bedeutung hat die Anwesenheit der Wimpern. Sie erweist eine nähere Verwandtschaft der Drüsenzellen zu den Nährzellen als sie meist bei höher stehenden Tierformen beobachtet wird.

Sinneszellen. Auffallend ist die Anwesenheit von Elementen im Entoderm, die als Sinneszellen gedeutet werden müssen. Sie fehlen im Ektoderm vollständig, lassen sich dagegen im Entoderm, vor allem am Eingange in dasselbe, an Isolationspräparaten unschwer nachweisen. Es sind fadenförmige Zellen mit schmalem Kern, der entweder in eine mittlere oder in eine distale Anschwellung des Sarcs eingelagert ist. Letztere Anschwellung ist mitunter nicht unbeträchtlich und lässt auf verwandtschaftliche Beziehungen der Sinneszellen zu den Nährzellen schliessen. Es finden sich dann auch 2 Geisseln, während sonst nur eine vorhanden ist; gelegentlich wurden sie ganz vermisst. Für die Deutung als Sinneszellen spricht die Auflösung des basalen fadenförmigen Zellkörpers in dünne Aeste, die sich manchmal wieder verzweigen und oft streckenweis leicht klumpige (varicöse) Form aufweisen. Sie gleichen den Fortsätzen der Nervenzellen und verteilen sich zwischen den basalen Enden der Nährzellen über der Muskellage.

Nervenzellen. Die Nervenzellen gleichen durchaus denen des Ektoderms, so dass auf die dort gegebene Beschreibung verwiesen werden kann. Sie finden sich nur vereinzelt und konnten in den Tentakeln nicht nachgewiesen werden.

Bildungszellen. Die Bildungszellen des Entoderms unterscheiden sich nicht von denen des Ektoderms, sind aber nur in sehr geringer Zahl vorhanden. Ihre Bestimmung bleibt fraglich.

Stützlamelle.

Die dünne Grenzlamelle, welche sich zwischen Ektoderm und Entoderm einschiebt und nur am Mund und an der Fussscheibe unterbrochen ist, repräsentiert die einzige Stützbildung (Stützlamelle) des Körpers, die sich von beiden Epithelien, als Ausscheidung derselben, ableitet. Ein fasriger Bau ist an ihr nicht wahrzunehmen; sie erscheint durchaus homogen (Grundsubstanz), sowohl an Schnitten als bei Flächenbetrachtung isolierter Stücke. Die Muskelfasern sind leicht in sie eingesenkt und haften demzufolge innig an ihr. Auch lassen sich feine zackige Fortsätze des Sarcbelags der Fasern unterscheiden, die in die Lamelle eingreifen.

Physophora hydrostatica Forskål.

Nesselzellen.

Um Bau, Entwicklung und Funktion der Nesselzellen kennen zu lernen, empfehlen sich am meisten die Siphonophoren und zwar sind besonders günstige Objekte die Zellen mit den grossen accessorischen Cniden an den Nesselknöpfen der *Physophora hydrostatica* und deren Entwicklungsstadien an den zugehörigen Polypen, im basalen Ektodermwulst derselben. Für das Studium der Entladung empfehlen sich weiterhin die an den Tasterenden von *Agalmopsis elegans* vorkommenden grossen Nesselzellen, die infolge ihrer freien Lage für experimentelle Eingriffe gut zugänglich sind. Zu untersuchen sind in erster Linie das lebende Material, ferner Glycerinpräparate von Material, das in dünner (0,5 %) Essigsäure, in Osmiumsäure und in Sublimat konserviert wurde; schliesslich Schnitte, die mit den gewöhnlichen Färbemitteln, mit Orcein oder nach der Weigert'schen Methode zur Färbung von elastischem Gewebe (Fuchsin-Resorcinfärbung) oder mit Eisenhämatoxylin tingiert sind. Färbung mit Orcein oder nach Weigert wird hier kurz als Scleratinktion bezeichnet, da sie die äussere Cnidenwand besonders scharf hervortreten lässt und deren elastische Beschaffenheit erweist.

Ausgebildete Nesselzellen. Wir betrachten in erster Linie die Zellen von den Nesselknöpfen der *Physophora* (Fig. 484). Die Nesselzelle ist langgestreckt, mit grossem langellipsoidem Nesselorgan (Cnide), das die Zelle bis auf einen sehr dünnen Sarcmantel (Theka), welcher den abgeplatteten Kern seitlich enthält, ausfüllt. Der Theka ist distal die Entladungskappe eingelagert; sie bildet ferner accessorische Strukturen, die zum innigen Verband der Cniden untereinander dienen. Bei vielen Cnidocyten gehören dazu auch Stielbildungen, die einerseits an der Stützlamelle, andererseits an der Cnide ansetzen.

Die Cnide zeigt einen basalen Fusspol, und einen distalen Entladungspol. Ferner unterscheidet man eine hintere Fläche, die gegen den Entladungspol hin stärker gekrümmt ist, und eine ziemlich flache vordere Fläche, sowie rechte und linke seitliche

Flächen. Fast alle Cniden sind deutlich einstrahlig symmetrisch gebaut. Die Cnide selbst besteht aus dem Sekret, aus der Kapsel und aus dem Schlauche, welch letzterer an der ruhenden unent-

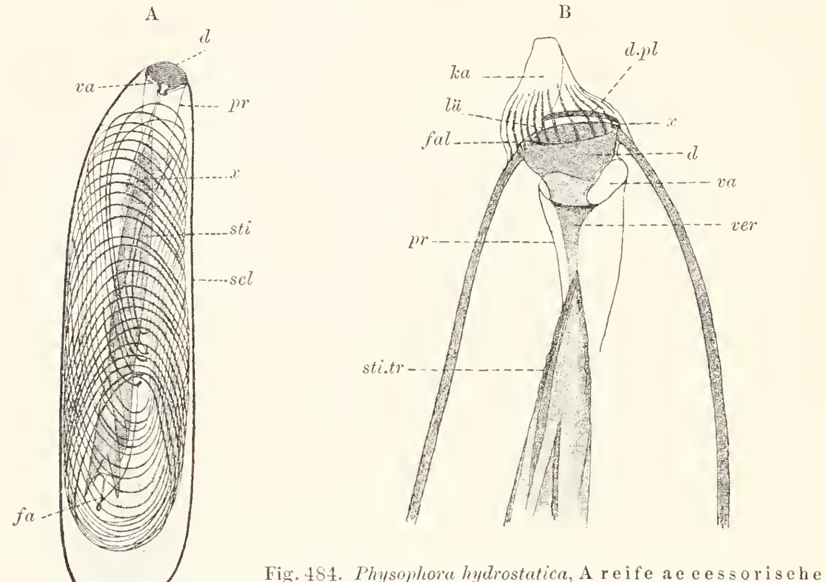


Fig. 484. *Physophora hydrostatica*, A reife accessorische Cnide, B Vorderende mit Entladungskappe, stärker vergrössert. *d* Deckel, *d.pl* Deckplatte, *x* Verbindung derselben mit der Sklera, *lü* Deckplattenschlitz, *ka* Entladungskappe, *fal* Falten derselben, *va* Vacuum, *pr* Spiralstreifen der Propria des Basalteils, *fa* Fadenteil des Schlauchs, *sti* Stilette *sti.tr* Stilettträger, *ver* Verbindungsstrang, *scl* Sklera.

ladenen Cnide in der Kapsel eingeschlossen ist. Die Kapsel repräsentiert den Sekretbehälter, während der Schlauch allein zur Injektion des Sekrets in das Beutetier bei der Entladung dient und in der Kapsel sekretfrei ist. An der Kapsel sind zu unterscheiden eine doppelte Wandung, der Deckel und das Vakuum.

Das giftige, eminent quellbare, Sekret bildet den wichtigsten Bestandteil der Cnidocyte, dessen eigenartige Natur die Isolation durch Kapselwandungen und Deckel notwendig macht. Wir haben die Nesselzelle als modifizierte Drüsenzelle aufzufassen (v. Lendenfeld). Das Sekret liegt in gelatinösem Zustande (Iwanzoff) vor; an geplatzten oder nur teilweis bei der Fixierung entladenen Cniden überzeugt man sich, dass es von feinen gleichgrossen Körnchen gebildet wird, die in der Cnide so dicht gedrängt liegen, dass sie insgesamt als homogene Masse erscheinen. Die doppelte Kapselwand besteht aus einer harten elastischen Aussenlage (Sclera) und aus einer inneren weichen (Propria), die beide ganz verschiedenen Ursprungs sind. Sie sind sehr dünn, vornehmlich die innere, die man mit Sicherheit nur an mit Essigsäure behandelten jungen Cniden wahrnimmt. Die Sclera hat am Entladungspol eine ein wenig schräg gegen die Vorderseite geneigte Oeffnung (Kapselmund), die vom Deckel ausgefüllt wird. Sie besitzt lebhaften Glanz, ist gegen Reagentien sehr widerstandsfähig und färbt sich intensiv mit der Scleratinktion, ist demnach echt elastischer Natur, welche

Eigenschaft sich auch bei der Entladung bemerkbar macht. Vom Eisenhämatoxylin wird sie nicht gefärbt. Die Propria ist, wie die Entwicklung lehrt, eine echte Membran, die vom Gerüst gebildet wird. Sie färbt sich nicht und ist von durchlässiger Beschaffenheit. Am Deckel endet sie nicht frei, sondern biegt in die Schlauchwand um, die mit ihr genetisch ein einheitliches Gebilde darstellt.

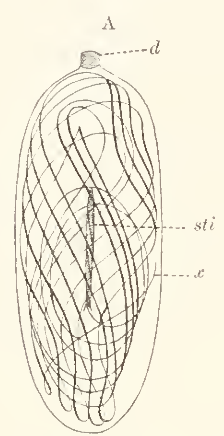
Der Deckel hat von der Fläche gesehen abgerundet dreieckige Form und stellt eine niedrige Pyramide dar, mit steiler vorderer und zwei weniger steil geneigten seitlichen (hinteren) Flächen. An der hinteren Kante ist er mit der Sclera verwachsen (Verwachsungsseite), mit der vorderen Kante (Cnidocilseite) springt er bei der Entladung ab. Die innere Spitze der Pyramide ist zum Zapfen abgeplattet, von dem in den Schlauch hinein der Verbindungsstrang abgeht (siehe unten).

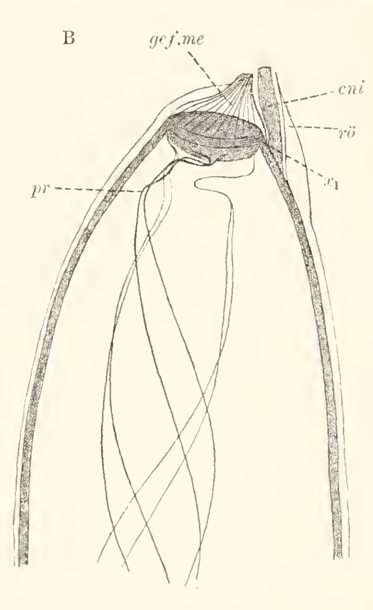
Unter dem Deckel, im Umkreis des Zapfens, befindet sich ein leerer Raum (Vakuum), der seitlich von der Schlauchwand, unten von einer zarten geflügelten Ausbreitung des Verbindungsstranges begrenzt wird. Er besteht aus drei zusammenhängenden blasenartigen Räumen, die in Ausbuchtungen des Deckels eingreifen. Funktionell repräsentiert er einen Sammelpunkt des negativen Druckes in der Cnide, der für die Entladung von Bedeutung ist.

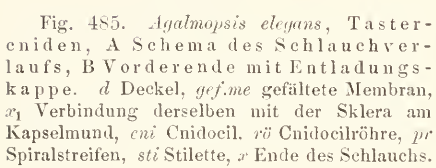
Der Schlauch liegt an der fertigen ruhenden Cnide innerhalb der Kapsel, im Sekret spiral aufgewunden. Er besitzt nur eine Wandung (Propria), die an der Ansatzstelle des Schlauches in die Kapselpropria übergeht und am freien Ende, wie entladene Cniden zeigen, eine Oeffnung besitzt (Schlauchporus). In der ruhenden Cnide ist die Wandung vollständig kollabiert, zeigt aber, durch gewisse Strukturen versteift, eine regelmässige dreikantig geflügelte Querschnittsform. Wir unterscheiden am Schlauch ein weites Basalstück, das gestreckt von der Ansatzstelle gegen den Fusspol der Kapsel hin, schräg nach links und hinten, verläuft, dabei sich ein wenig verjüngt und am Ende unscharf übergeht in ein langes dünnes Fadenstück (Faden), das sich einseitig vom Basalstück in regelmässigen weiten Spiraltouren aufwindet (Fig. 485 A). Das Basalstück zeigt, entsprechend den geflügelten Kanten, drei glänzende, spiral verlaufende, Streifen (Spiralstreifen), die sich, wie an entladenen Cniden leicht festzustellen ist, auch auf den Faden fortsetzen. Am Deckel krümmen sie sich besonders stark und greifen hier in flache, oberhalb des Vakuums gelegene, Vertiefungen desselben ein (Gleitverschluss), um dann an der Uebergangsstelle in die Kapselpropria in dieser zu verstreichen. Im Schlauchinnern befinden sich die gegen den Deckel hingewendeten Stilette, die auf besonderen schmal streifenartigen und regelmässig quergewellten Stiletträgern angewachsen sind und mittelst dieser den Spiralstreifen aufsitzen. Sie sind dementsprechend in drei Spiraltouren angeordnet. Man sieht sie am besten an entladenen Cniden. Im Basalstück sind zu unterscheiden die starken langen Basaldornen, die etwa in mittlerer Länge des Stückes ansitzen, ferner dicht anschliessend Reihen von gleichfalls langen, aber zarten, mittleren Dornen und am Ende des Basalstücks die kurzen kräftigen Enddornen. Die Bewaffnung des Fadens ist eine durchwegs gleichartige und sehr zarte. Sie macht sich am eingestülpten Faden als regelmässig geordnete Knotenbildung bemerkbar; jedem Knoten entspricht ein Wirtel von drei gleichhoch gestellten

Dornen, die dicht aneinander gepresst liegen und erst bei der Entladung auseinander weichen. Es gilt dies auch für die grossen Dornen.

Die Theka ist an den Nesselknopfzellen äusserst dünn, an den Cnidocyten der *Agalmopsis*taster dagegen kräftiger und hier deutlich längsfibrillär struiert. Am distalen Ende umschliesst sie die Entladungskappe, die wie ein schräger Kegel dem Entladungspol der Cnide aufsitzt und mit der Sklera im Umkreis des Kapselmundes verwachsen ist. Am besten zu studieren ist sie an den *Agalmopsis*zellen (Fig. 485 B). Sie besteht aus einer dünnen längsgefältelten






Fig. 485. *Agalmopsis elegans*, Tastercniden, A Schema des Schlauchverlaufs, B Vorderende mit Entladungskappe. *d* Deckel, *gef.me* gefältete Membran, x_1 Verbindung derselben mit der Sklera am Kapselmund, *cni* Cnidocil, *rö* Cnidocilröhre, *pr* Spiralstreifen, *sti* Stilette, *x* Ende des Schlauchs.

Membran, die durch ein aufrechtes Septum in die enge Cnidocilröhre und das weitere Reservoir, welche beide aber unter dem Septum weg miteinander kommunizieren, geteilt wird. Das Reservoir liegt direkt über dem Deckel und mündet durch den Kappenporus nach aussen; die Cnidocilröhre ist auf der Entladungsseite gelegen. Die gefältelte Membran zeigt eine schräg aufsteigende Streifung, die feinen Falten (Grenacher) entspricht, die im Umkreis des Reservoirs direkt am Kapselmund enden und hier besonders deutlich sind, dagegen im Umkreis der Cnidocilröhre etwas tiefer und weniger deutlich an der Sklera verstreichen. Gegen den Kappenporus hin werden sie gleichfalls undeutlich; übrigens hängt ihr Aussehen, wie es scheint, von der Weite des Porus ab, die sich verändern kann; sie treten um so deutlicher distalwärts hervor, je enger der Porus ist. Bei den *Physophora*zellen ist die gefältelte Membran, im dorsalen Bereiche, durch eine an der Innenseite angelagerte homogene glänzende Deckplatte verstärkt. Diese legt sich fast tangential, nur wenig ansteigend, über den Deckel hinweg und lässt nur gegen den Entladungspunkt hin einen schmalen Schlitz (Deckplattenschlitz) frei, durch welchen der unter der Deckplatte gelegene Abschnitt des Reservoirs mit dem höher gelegenen kommuniziert. In der Cnidocilröhre findet sich der

perceptorische Apparat der Zelle, das säulenförmige Cnidocil, das basal mit der gefältelten Membran zusammenhängt, frei in der Röhre aufsteigt und dicht über dieser abgestutzt endet.

Die Entladungskappe wird bei den Nesselknopfzellen an der Cnidocilseite durch die oft sehr komplizierten accessorischen Strukturen verstärkt. Bei den grossen accessorischen Zellen liegen die Verhältnisse einfach, sind aber trotzdem schwierig genau zu studieren. Die Zellen stehen in Verbindung mit einer elastischen Faser, welche seitlich über dem Nesselbande des Nesselknopfes, longitudinal, verläuft und zum sog. elastischen Gitter gehört, das sich über dem Nesselbande ausbreitet und alle Cniden untereinander in Verbindung setzt. Die Fasern des Gitters sind Bildungen der Nesselzellen selbst und zwar Ausscheidungen derselben, die, ebenso wie es bei den elastischen Bändern des Nesselknopfes der Fall ist, feinfibrillär erstarren und von elastischer Beschaffenheit sind. Durch die Skleratinktion werden sie indessen ebensowenig, wie das sog. elastische oder Angelband, gefärbt.

Entwicklung. Die Nesselzellen gehen aus Bildungszellen hervor, welche im ektodermalen Basalwulst der Polypen gelegen sind. Der Basalwulst besteht aus hohen faserartigen Deckzellen, die distal sich kegelförmig verbreitern und hier aneinander stossen, im übrigen Bereiche aber weit getrennt sind. Zwischen ihnen liegen basal die kleinen Bildungszellen, sowie die jüngeren Stadien der Cnidocyten; die älteren Stadien verteilen sich in den höheren Regionen. Bei Zerzupfung des Wulstes fallen sie leicht aus diesem heraus und sind bequem isoliert zu untersuchen. Der Basalwulst stellt einen Bildungsherd von Nesselzellen dar, aus welchem sie auf einem bestimmten Altersstadium auswandern, um einerseits den Polypen, anderseits die Nesselknöpfe oder andere Anhänge des Stammes (z. B. Deckstücke, Schwimmglocken) zu besiedeln.

Zu unterscheiden sind verschiedene Entwicklungsphasen. 1. Wachstumsphase: Anlage der Kapsel und des Schlauches, bis zur Einstülpung des letzteren. 2. Einstülpungsphase: der Schlauch gelangt in das Kapselinnere. 3. Vorreifephase: Anlage der Stilette und des Deckels. 4. Wanderphase: keine Veränderungen an der Cnide, Ueberwanderung der Zelle zur Verbrauchsstätte. 5. Reifungsphase: letzte Ausreifung, Gewinnung der definitiven Form, Bildung der Entladungskappe und der accessorischen Strukturen. 6. Ruhephase: die ausgebildete Cnide wartet der Verwendung. 7. Entladungsmoment: plötzliche Verquellung des Sekretes nach Absprengung des Deckels, Ausstülpung des Schlauches und Injektion des Sekretes ins Beutetier; die Cnidocyte wird darauf ausgestossen und geht zu Grund.

1. Wachstumsphase (Fig. 486). Die Cnide wird in der kleinen kubischen oder weniger regelmässig gestalteten Bildungszelle als winziges ellipsoides Bläschen angelegt, das allmählich an Grösse zunimmt und an dem einen Pole in den Schlauch auswächst. Immer liegen 4, 8 oder 16 gleichaltrige Zellen nebeneinander, die sich von einer Mutterzelle ableiten. Die Bildungszellen zeigen die bei *Hydra* geschilderte Beschaffenheit; sie sind sarcarm und besitzen einen bläschenförmigen ovalen Kern mit grossem Nucleolus. Das Sarc enthält gewöhnlich kleine Vakuolen, von denen die junge Cnide zunächst nur bei Sklerafärbung als dunkler Fleck unterscheidbar ist. Sie besteht, wie etwas ältere Stadien lehren, aus der Propria, welche im

Innern von der flüssigen Skleraanlage erfüllt und aussen, bis auf den einen Pol, wo sie mit dem Sarc direkt zusammenhängt (Wachs-

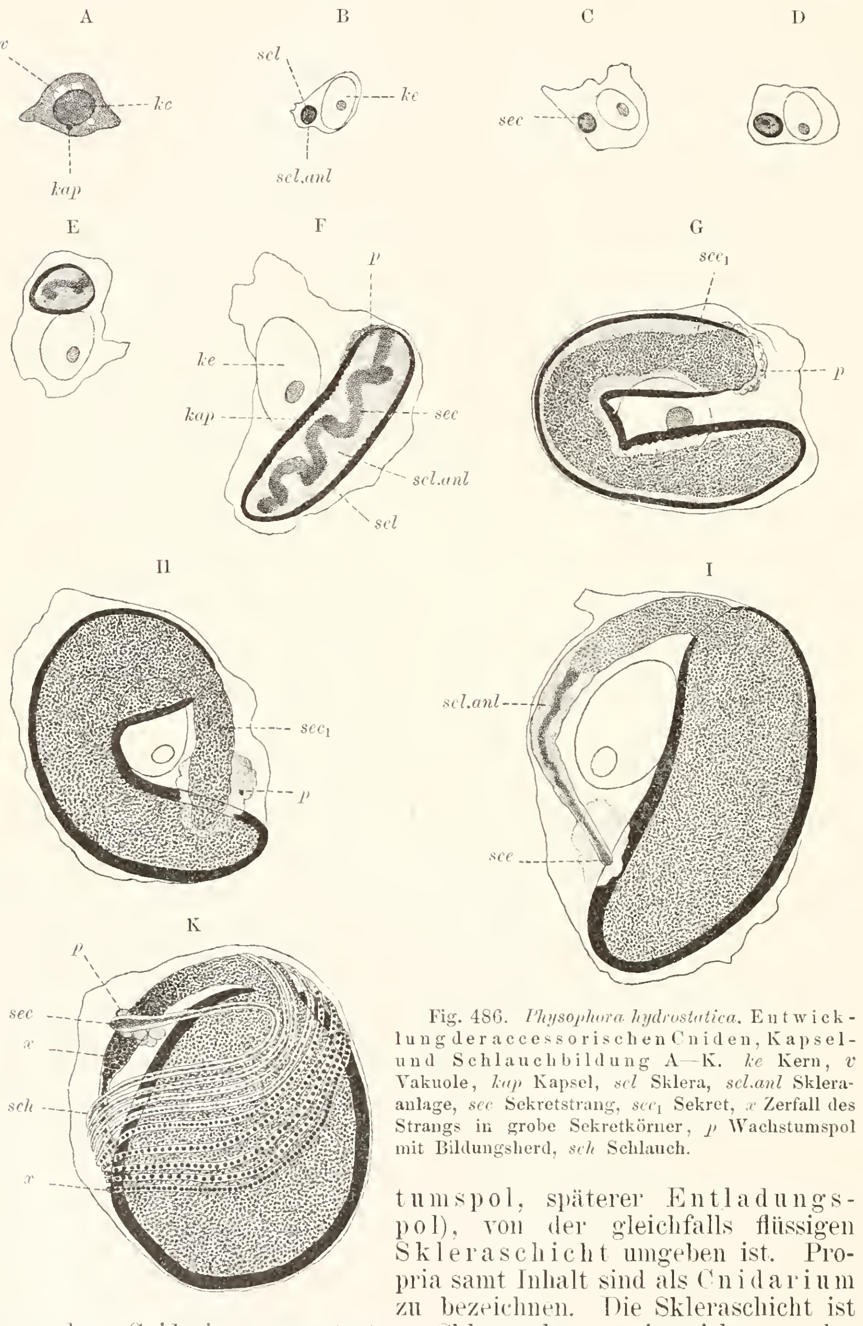


Fig. 486. *Physophora hydrostatica*. Entwicklung der accessorischen Cniden, Kapsel- und Schlauchbildung A—K. *ke* Kern, *v* Vakuole, *kap* Kapsel, *scl* Sklera, *scl.anl* Skleraanlage, *sec* Sekretstrang, *sec*$_1$ Sekret, *x* Zerfall des Strangs in grobe Sekretkörner, *p* Wachstumspol mit Bildungsherd, *sch* Schlauch.

tumspol, späterer Entladungspol), von der gleichfalls flüssigen Skleraschicht umgeben ist. Propria samt Inhalt sind als Cnidarium zu bezeichnen. Die Skleraschicht ist aus dem Cnidarium ausgetretene Skleraanlage, wie sich aus der färberischen Verwandtschaft beider Substanzen ergiebt. Da nach-

weislich die Skleraschicht immer dichter wird, was sich nur durch Wasserentziehung von Seiten des Sarcs erklären lässt, so dürfte auch der Austritt der dünnflüssigen, zweifellos wasserreichen. Skleraanlage aus dem Cnidarium auf einer Flüssigkeitsentziehung beruhen.

Sehr bald nach der Cnidenanlage wächst in die Kapsel vom Wachstumspole aus ein dichter, intensiv mit Eisenhämatoxylin sich färbender, Strang ein, der rasch den Fusspol erreicht, sich nun in Windungen legt und unter körnigem Zerfall das Cnidarium allmählich ausfüllt (Sekretstrang). Man bemerkt am Wachstumspole im Sarc eine differente Stelle, von der aus die Bildung sowohl der Propria, wie der Sklera- und Sekretanlage, wohl durch Zusammenfluss von im Sarc verteilten. leicht färbbaren, Elementen, erfolgt (Bildungsherd). Dieser Herd bewahrt, wie es scheint, dauernd seine Lage, während der Fusspol der Cnide beim Wachstum sich verschiebt und überdies die Cnide sich krümmt, da in der langsamer wachsenden Zelle sonst kein genügender Raum für sie vorhanden wäre. Vom Bildungsherde geht auch die Schlauchentwicklung aus, bei welchem Vorgang der Wachstumspol der Cnide an das freie Schlauchende zu liegen kommt. Zuerst entsteht vom Schlauche das Basalstück, dann der Faden. Auch am Schlauch unterscheiden wir den Sekretstrang und in dessen Umgebung eine dünne, von der Skleraanlage gebildete, helle Schicht; die Propria wird nur bei Isolation des Schlauches, wie sie bei Essigsäurezusatz gelegentlich eintritt, sichtbar. Ein wichtiger Unterschied zwischen Schlauch- und Kapselanlage ergiebt sich daraus, dass die Skleraanlage nicht durch die Schlauchpropria, sondern immer nur durch die Propria der Kapsel austritt. Erstere muss daher von etwas abweichender, undurchlässiger Struktur sein (über Strukturveränderungen siehe ferner bei Reifephase). Beim Wachstum des Schlauches ist dessen Entstehung am Bildungsherde, besonders bei Färbung mit Eisenhämatoxylin, genauer festzustellen. Es sammeln sich hier kleine Bläschen mit dunklem Sekretkern, mit hellem, von der Skleraanlage gebildetem, Saume und mit umgebender dünner Wand an, die sich direkt dem während der Entwicklung stets geschlossenen Schlauchende angliedern. Das Sekret bildet auch im Schlauche zunächst einen dünnen Strang, der am freien Ende die Propria berührt und gegen die Kapsel hin allmählich in Sekretkörnchen zerfällt, wobei als Uebergangsstufe die Bildung einreihig angeordneter grösserer Ballen zu beobachten ist.

Während des Schlauchwachstums nimmt auch die Kapsel noch an Länge zu, verdickt sich vor allem aber ganz bedeutend, so dass man im allgemeinen sagen kann: die Kapsel strebt während ihres Wachstums die Kugelform an, die bei allen, nicht nach definitiver Ausbildung auffallend langen, Cniden auch annähernd oder ganz erreicht wird. Wie zuerst die Kapsel, muss sich auch der wachsende Schlauch krümmen, da der Bildungsherd seine Lage wahrt; er legt sich in Spiralwindungen, die in einer Ebene derart angeordnet sind, dass die älteste Windung zu äusserst, die jüngste zu innerst liegt. Im ganzen entstehen etwa 9 Windungen, die dicht an der Kapsel liegen, neben deren distalem Ende und der Vorderseite, als welche die ursprünglich konkav eingekrümmte Fläche derselben, die auch nach der Fertigstellung durch mindere Krümmung sich kennzeichnet, zu bezeichnen ist. Der bläschenförmige Kern liegt den Windungen einseitig an, dem Basalstück benachbart.

2. Einstülpungsphase (Fig. 487). Nach Vollendung des

Kapsel- und Schlauchwachstums beginnt sofort die Schlaucheinstülpung. Diese kommt durch dieselben Ursachen zu Stande, die dem Cnidarium die Skleraanlage entziehen und sie als Skleraschicht in verdichteter

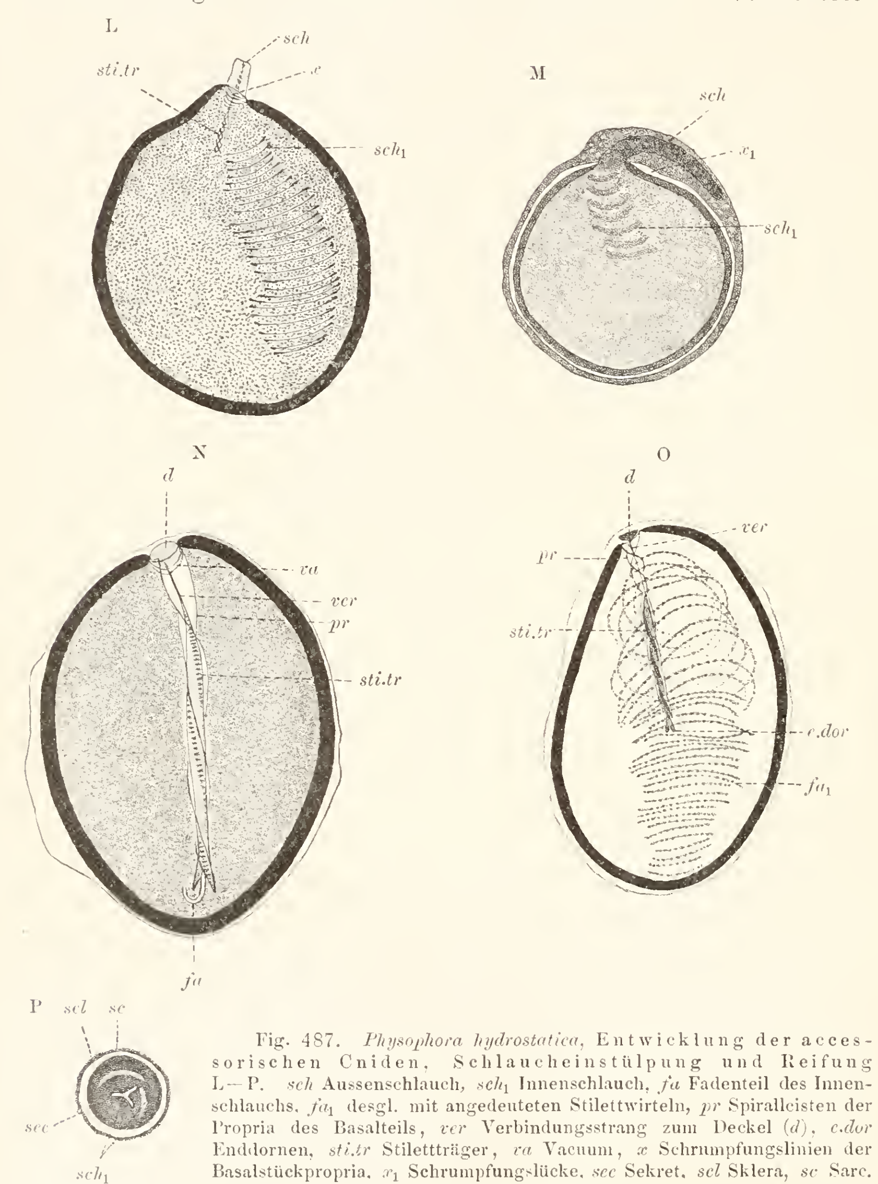


Fig. 487. *Physophora hydrostatica*, Entwicklung der accessorischen Cniden, Schlaucheinstülpung und Reifung L—P. *sch* Aussenschlauch, sch_1 Innenschlauch, *fa* Fadenteil des Innenschlauchs, fa_1 desgl. mit angedeuteten Stilettwirteln, *pr* Spiralleisten der Propria des Basalteils, *ver* Verbindungsstrang zum Deckel (*d*), *e.dor* Enddornen, *sti.tr* Stilettträger, *va* Vacuum, *x* Schrumpfungslinien der Basalstückpropria, x_1 Schrumpfungslücke, *sec* Sekret, *scl* Sklera, *sc* Sarc.

Beschaffenheit in Umgebung der Kapselpropria ablagern. Die Entziehung der Skleraanlage dauert fort; da aber am Wachstumspole des Schlauches keine Neubildung mehr statthat, so entsteht in der Cnide eine Druckverminderung, die zu Formveränderungen führen muss. Die Wandung der Cnide muss am Ort des geringsten Widerstandes einsinken.

Folgende Beobachtungen führen zum Verständnis des eigenartigen Vorganges. Die Kapsel zeigt auch während der Einstülpung des Schlauches das Bestreben sich der Kugelgestalt zu nähern; gerade an der Kürze und Gedrungenheit der Form sind Kapseln dieser Phase unschwer von jüngeren und älteren zu unterscheiden. Es ist also ein allseitig gegen die Peripherie gewendeter Druck in der Kapsel anzunehmen, der allein aus dem hygroskopischen Einfluss des Sarcs abgeleitet werden kann. Ferner werden das Kapselsekret und die umgebende Skleraschicht stetig dichter. Die Sekretkörner ordnen sich enger, so dass der Kapselinhalt an Homogenität und zugleich an Glanz gewinnt. Ebenso zeigt die Skleraschicht an Einstülpungsstadien beträchtlicheren Glanz und ist nicht mehr so leicht beweglich als erst, wenn auch noch formveränderlich. Isolationen geben darüber Aufschluss und erweisen demgemäss eine immer reichere Anhäufung der spezifischen Sklerasubstanz; da nun die Skleraschicht ihre Dicke wahrt, so muss ein stetiger Zufluss aus dem Cnidarium erfolgen. Auch der Schlauch zeigt während der Einstülpung lebhafteren Glanz, der gleichfalls auf Verdichtung des Inhalts, speziell des Sekretes, sowie auf der Anwesenheit des eingestülpten Schlauchteiles (Innenschlauch), beruht. Eine Dickenzunahme lässt sich nicht konstatieren. Der Innenschlauch ist im Aussenschlauche nicht direkt zu beobachten, doch wird er bei Eintritt in die Kapsel sichtbar und erweist sich dann viel dünner als bei seiner Anlage. Daraus ergiebt sich Elastizität der Propria, welch letztere am Aussenschlauch stark angespannt erscheint, bei der Entleerung aber zusammenschrumpft, wobei jedoch der Schlauch beträchtlich an Länge gewinnt. Wie sich später zeigen wird, ist auch der Innenschlauch nicht völlig leer, sondern enthält eine vermutlich flüssige Substanz (Stilettanlage), die bei der Umstülpung vom Sarc aus in ihn eintritt. Vom Bildungsherd ist nun nichts mehr zu erkennen.

Aus den Beobachtungen geht hervor, dass das Schlauchende den Locus minoris resistentiae in der Cnide vorstellt. Der Sekretstrang fährt fort, auch nach Abschluss des Wachstums, in die Kapsel einzusinken, da in dieser andauernd Druckverminderung herrscht, und es folgt ihm die eng mit ihm verbundene Propria des Schlauchendes, indem sie sich zugleich zusammenzieht (Bildung des Innenschlauches). Somit kollabiert der Aussenschlauch am frei vorragenden Ende, während er im übrigen angespannt bleibt, da zwischen seiner Wand und der des Innenschlauches noch flüssige Skleraanlage vorhanden ist, die ja nur successive in die Kapsel eintreten kann.

Die Einstülpung vollzieht sich nicht sonderlich schnell, immerhin erscheint die Phase von weit geringerer Dauer als die des Cnidenwachstums. Während der Innenschlauch im Fadenteil des Aussenschlauchs gestreckt verlaufen dürfte, windet er sich, sobald er ins Basalstück und in die Kapsel eintritt, spiral auf, indem er vermutlich dem hier angehäuften Sekrete seitlich auszuweichen strebt. Er folgt dem Sekrete in Gestalt einer zunächst engen Spirale, die bei fortschreitender Entziehung der Skleraanlage auch in das Sekret selbst sich einsenkt und zugleich ihre Windungen erweitert und auflockert. Immer liegt diese Spirale einseitig im Sekrete. Zuletzt gelangt das Basalstück in die Kapsel. Es legt sich dabei in vielleicht regelmässig geordnete Falten und zeigt sofort in seinem Innern einen glänzenden schraubenartigen Körper, der von der Stilettanlage her-

stammt (siehe nächste Phase). Dieser Körper ist gewöhnlich das einzige, was man deutlich vom Innenschlauche wahrnimmt; die Fadenspirale ist, vor allem an lebenden Cniden, nur schwierig zu unterscheiden, weitaus am besten noch an Schnitten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind. Durch letzteres wird, wenigstens bei Osmiumkonservierung, der Innenschlauch geschwärzt.

In Hinsicht auf die Formveränderungen der Nesselzelle ist noch zu erwähnen, dass durch die Einstülpung des Schlauches das Sarc, das erst von den äusseren Schlauchwindungen aufgetrieben erschien, zur allseitig dünnen Theka reduziert wird, in der nur mehr der Kern, als abgeplatteter Körper, eingelagert ist.

3. Vorreifephase. Während der Vorreife, die unmittelbar an die Einstülpung anschliesst, ja eigentlich schon während derselben beginnt, erfolgt die Differenzierung der Stilette und des Deckels; zugleich nehmen sowohl Sekret wie Skleraschicht an Dichte zu, das Vakuum tritt auf und die Zelle gewinnt gestrecktere Form. Als Ursache für die erst erwähnten Veränderungen ist noch die gleiche Ursache, wie für die Einstülpung, wirksam, nämlich die Wasserentziehung aus der Skleraschicht. Letztere wird zwar dichter, bleibt aber voluminös wie erst und formveränderlich; es fliesst ihr immer noch aus dem Cnidarium Skleraanlage zu. Letzteres Moment bedingt wieder die dichtere Anordnung der Sekretkörner, so dass das Sekret in toto zuletzt fast homogen erscheint. Ob jetzt schon eine Volumverminderung der Kapsel eintritt, lässt sich wegen der Streckung derselben nicht sicher feststellen; sie dürfte auf jedem Fall nur gering sein. Das Kapselinnere steht während der Vorreife in allerdings nur losem Zusammenhang mit dem Sarc, was sich in der Ausbildung des Deckels am deutlichsten dokumentiert. Stilette und Deckel leiten sich ab von der Stilettanlage, die ins Innere des Innenschlauches vom Sarc aus eingetreten und anfangs von flüssiger, mindestens sehr weicher, Beschaffenheit ist, rasch aber sich verfestigt. Sie färbt sich nach dem Erstarren mit Eisenhämatoxylin, ist also von anderer chemischer Beschaffenheit als die Skleraschicht. Sie liefert zuerst im Basalstück die erwähnte glänzende Schraube (Anlage der Stiletträger des Basalstückes), die rasch in die Länge wächst und dabei die erst gefaltete Basalstückpropria ausdehnt. Dabei treten in dieser nach und nach immer deutlicher die Spiralstreifen hervor, mit welchen später die Stiletträger direkt zusammenhängen.

Die Schraube ist zunächst leicht gekrümmt und zeigt etwa 7 Windungen, die drei Stiletträgern entsprechen. Sie streckt sich und erreicht bald fast ganze Kapsellänge; zugleich strecken sich die Windungen, so dass auf jeden Stiletträger etwa nur ein Umgang kommt. Die Stiletträger sind glänzende Bänder mit deutlichen Querstreifen, deren jeder einer queren Falte entspricht. Indem die Bänder etwas auseinander weichen häuft sich zwischen ihnen reichliches Material der Stilettanlage an, aus dem durch Erstarrung und Zerfall die grossen Stilette hervorgehen, die später mit den Querfalten der Träger, je eins mit einer Falte, verwachsen. Im Faden ist die Bildung von Stiletträgern nicht zu erkennen, wohl aber anzunehmen, da auch hier eine beträchtliche Streckung der Fadenwand eintritt; man vergleiche in dieser Hinsicht Fig. 484 A mit 487 O. Nicht die Zahl der Spiralwindungen (etwa 27) verändert sich, wohl aber die Weite derselben, und zwar derart, dass sich die Windungen in komplizierter, aber regel-

mässiger Verschlingung um das Basalstück, das immer seine einseitige Stellung wahrt, herumlegen. Der Faden erscheint jetzt regelmässig körnig geschwellt; jede Schwellung entspricht einer Stilettgruppe. Auf dem Querschnitt ist er ebenso dreiflügelig gekantet wie das Basalstück.

Eigenartig verhält sich die Uebergangsstelle vom Faden ins Basalstück, indem das Ende des Letzteren (auch konisches Zwischenstück genannt), zurückgestülpt erscheint und der Faden derart scheinbar ins Innere des Basalstücks eintritt. Das erklärt sich aus der Erstarrung der Stilettträger und Enddornen, welche eine Ausweitung des Basalstücks, bis zum Zwischenstück, bedingen. Da hierdurch zwischen den Enddornen ein Raum verminderten Druckes entsteht, so wird das Zwischenstück zwischen die Enddornen eingesogen.

Der Deckel tritt rasch nach Abschluss der Einstülpung als zunächst flacher Körper auf, der allmählich an Dicke und Festigkeit gewinnt. Er steht mit der Anlage der grossen Stilette des Basalstückes durch einen Strang in Verbindung (Verbindungsstrang), der sich dauernd erhält. Dem Deckel lagert aussen unmittelbar das Sarc, ohne irgend welche Besonderheiten in der Struktur, auf. Unter dem Deckel erscheint während der Verfestigung desselben ein schmaler leerer Raum, das Vakuum, das vom Verbindungsstrang durchsetzt wird. Es gewinnt seine regelmässige Form, wie es scheint, erst während der Reifephase und ist überhaupt gut nur an Osmiummaterial, das das Sekret ungeschrumpft zeigt, wahrzunehmen.

4. Wanderphase. Bei Abschluss der Vorreife tritt eine Unterbrechung in den Entwicklungsvorgängen ein und die Cnide begiebt sich auf die Wanderschaft. Sie verlässt den Basalwulst und wandert über die seitliche Fläche der Fangfadenwurzel zu dem zu besiedelnden jugendlichen Nesselknopfe; dabei werden die Deckzellen des Fangfadenepithels auseinandergedrängt. Auf dem Knopfe wandert die Nesselzelle bis zur Verbrauchsstelle. Bei der Wanderung geht jener Teil der Zelle, der zum basalen wird und den Fusspol der Cnide enthält, voran; er ist gewöhnlich am sarcreichsten und enthält in den meisten Fällen auch den Kern. An der Verbrauchsstelle angelangt, erfolgt eine Drehung derart, dass der Entladungspol der Cnide gegen die Peripherie des Epithels hin gewendet ist. Die Cnide zeigt als einzige Veränderung gegen die Vorreife eine gestrecktere, schlankere Form, die überdies bei der Wanderung durch den Einfluss der Umgebung mannigfachem Wechsel ausgesetzt ist. Die Cnide kann sich einfach oder mehrfach krümmen und erweist dadurch die noch weiche Beschaffenheit der Skleraschicht, die gegen die Vorreife völlig unverändert erscheint.

Da nach der Wanderung die Verdichtung der Skleraschicht aufs Neue beginnt, bedeutet die Ortsveränderung eine Unterbrechung im Prozess der Wasserentziehung, der durch die ganze Cnidenentwicklung hindurchläuft. Eine Erklärung dieser Unterbrechung ist zur Zeit unmöglich.

5. Reifephase. Am Ort des Verbrauchs angelangt, vollendet die Cnidocyte rasch ihre Entwicklung. Alle Strukturen reifen aus und die Cnide gewinnt dabei ihre definitive Form. Sie streckt sich bedeutend, wobei sich zugleich ihr Volumen nicht unbeträchtlich vermindert. Das Cnidarium verliert an Grösse und zeigt das Sekret in

völlig homogenem Zustande, der durch dichte Aneinanderpressung der Sekretkörner erzielt wird. Die Skleraschicht schrumpft zur dünnen, aber harten und undurchlässigen, Sklera zusammen, indem sie ihren Wassergehalt völlig ans Sarc abgiebt. Alle Stilette erstarren gleichfalls vollkommen zu spitzen elastischen Gebilden, die dicht nebeneinander, aber doch völlig getrennt, im Schlauchinnern liegen (Fig. 488); auch der Deckel gewinnt die scharfen Kanten und die Einbuchtungen, die für ihn charakteristisch sind und seine feste Einfügung im Skleramund und im Basalstück des Schlauches bedingen; auch verwächst er dorsal mit der Sklera. Das Vakuum tritt deutlich hervor. Im Sarc vollzieht sich die Ausbildung der Entladungskappe und der accessorischen Strukturen, die im einzelnen sehr schwer zu verfolgen und noch nicht genügend bekannt ist.

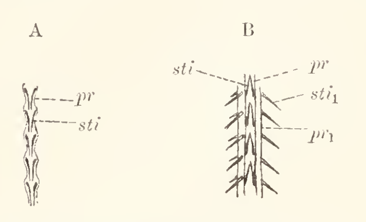


Fig. 488. *Agalmopsis elegans*, A Schlauch in Kapsel, B Stück eines teilweis ausgestülpten Schlauchs. *pr* Propria, *sti* Stilette des Innenschlauchs, pr_1, sti_1 desgl. des Aussenschlauchs.

Die mit der Verfestigung der Skleraschicht Hand in Hand gehende Volumverminderung des Cnidariums ist auch begleitet von einer chemischen Veränderung in der Beschaffenheit der Sekretkörner. Denn während die Körner bis jetzt keine Affinität zum Wasser äusserten, da sonst die Entziehung der Skleraanlage aus dem Cnidarium unverständlich bliebe, besitzen sie nach Ablauf der Reife eminente Hygroscopicität, die eben die Ursache der momentanen Verquellung, welche zur Cnidenentladung führt, ist. Diese chemische Veränderung zeigt sich am deutlichsten in intensiver Färbbarkeit post mortem, die dem noch unreifen Sekrete nicht zukommt.

Rätselhaft bleibt die Färbbarkeit des reifen Sekretes mancher Cniden intra vitam durch Neutralrot (siehe bei *Hydra*). Der Befund zeigt, dass auch die fertige Sklera für Flüssigkeiten durchlässig sein muss, was im direkten Widerspruch zu der hier entwickelten Anschauung über die strenge Isolation des Sekretes, sowie zur Annahme eines Vakuums, zu stehen scheint. Indessen unterliegt es keinem Zweifel, dass die Entladung durch Verquellung des Sekretes bei Ablösung des Deckels zustande kommt; somit muss angenommen werden, dass die in die intakte Cnide eindringenden Säfte, welche die vitale Färbung des Sekretes vermitteln, nicht zur Verquellung anregen; dass für die letztere vielleicht auch ein nervöser Reiz notwendig ist, der eine bestimmte Disposition des Sekretes anregt. Betreffs des allgemeinen Vorkommens eines Vakuums sind weitere Untersuchungen erwünscht.

6. Ruhephase. Nach der Fertigstellung harrt die Cnidocyte der Verwendung. Sie zeigt nun den Bau, wie er anfangs eingehend geschildert wurde, so dass hier nichts weiter zu erwähnen ist, als dass die Wartezeit eine sehr verschieden lange sein kann. Unmengen von Cniden kommen überhaupt nicht zur Verwendung. Denn beim Verschlingen eines durch Nesselknopfentladung gelähmten Beutetieres (Crustaceen) werden zugleich meist auch intakte Nesselknöpfe mit verschluckt, deren Sarc wahrscheinlich verdaut wird, während die Cniden wieder ausgestossen werden.

7. Entladungsmoment (Fig. 489). Die Entladung erfolgt auf

einen spezifischen Reiz hin, der das Cnidocil trifft. Zunächst wird die Cnide geöffnet; das eindringende Wasser bringt das Sekret zur Verquellung, so dass es nun nach aussen vordrängt, den Schlauch vor sich herschiebt, ihn mittelst der scharfen Stilette in das Beutetier einschlägt und durch seine distale Oeffnung (oder durch die Wandung hindurch) in die Gewebe des Beutetieres eindringt (oder diffundiert) und dieses lähmt.

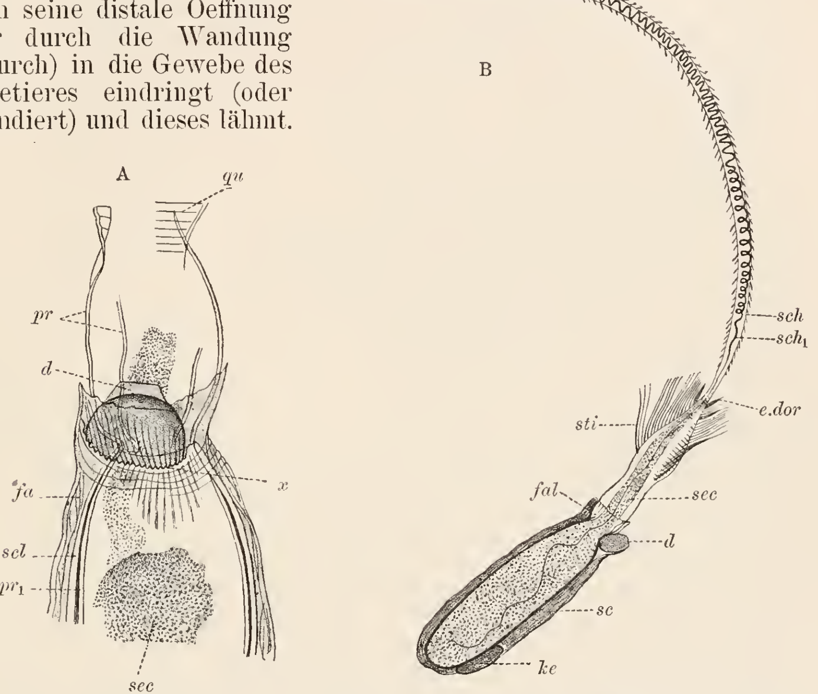


Fig. 489. *Athorybia rosacea*, entladene Cniden. *sch* Aussenschlauch, sch_1 Innenschlauch, *qu* quere Falten an den Spiralstreifen (*pr*), *sti* Stilette, *e.dor* Enddornen, *d* Deckel, *fal* gefältelte Membran, *x* Sprenglinie derselben, *sec* Sekret, *scl* Sklera, pr_1 Kapselpropria, *sc* Sarc, *ke* Kern, *fa* Sarcfaden.

Alle Vorgänge vollziehen sich so rasch, dass unter dem Mikroskop eine genaue Beobachtung unmöglich ist; wir sind daher bei der Beurteilung der Entladung auf vereinzelte experimentelle Beobachtungen und auf die strukturellen Befunde an unvollständig und vollständig entladenen Cniden angewiesen.

Für die Ablösung des Deckels ist eine Ursache nicht direkt festzustellen. Der Deckel wird vermutlich im Skleramund allein durch die Wirkung des allen (?) Cniden zukommenden Vakuums, also durch den in der Kapsel herrschenden negativen Druck, festgehalten. Die als Gleitverschluss bezeichnete Einfalzung des Deckels an den Spiralstreifen des Basalstücks kann ebensowenig, wie die einseitige Verwachsung mit der Sklera und die nicht allen Cnidocyten zukommende Ausbildung einer Deckplatte die Festhaltung bedingen; sie scheint vielmehr eher die Ablösung überhaupt oder wenigstens eine bestimmt gerichtete Ablösung zu begünstigen. Es gilt also bei der Entladung zunächst den im Vakuum gegebenen negativen Druck zu überwinden. Das erscheint allein ermöglicht durch seitlichen Druck auf die Cniden-

mündung, welcher den Deckel in seiner Lage lockert. Als Ursache hierfür bieten sich allein Spannungsänderungen in der gefältelten Membran, die allerdings nicht direkt zu beobachten sind, dar. In der Theka und in der Umgebung der Zelle fehlen Vorrichtungen, die im geforderten Sinne wirken könnten, wenigstens bei Nesselknopfzellen, durchaus. Es wird daher angenommen, dass sich auf einen durch das Cnidocil übertragenen Reiz hin die Faltung der Kappenmembran verstärkt, daher der Umfang der Membran im Umkreis des Cnidenmundes (Sprenglinie) sich vermindert und so der Deckel auf der Cnidocilseite aus der Mündung ausgepresst wird. Dass an der betreffenden Stelle der Deckel abspringt, konnte direkt beobachtet werden.

Der negative Kapseldruck saugt nach der Lockerung des Deckels das im Reservoir befindliche Wasser ungestüm ins Kapselinnere ein. Es dringt in den Schlauch, diffundiert durch dessen Wandung und kommt in Berührung mit den Sekretkörnchen, die momentan unter starker Volumzunahme zu einer, wie es scheint, leicht beweglichen Flüssigkeit verquellen und, indem sie den Schlauch, ihn umstülpend, nach aussen vortreiben, in dessen Inneres gelangen und entweder, bei völliger Umstülpung, durch den am distalen Ende befindlichen Porus, oder durch die Propria hindurch diffundierend, in das Beutetier eindringen und es lähmen. Die Durchlässigkeit der Schlauchpropria, die sowohl für die Verquellung des Sekretes wie für die Lähmung notwendig vorauszusetzen ist, lässt sich für letzteren Vorgang durch Beobachtung erweisen, da man unvollständig umgestülpte Schläuche trifft, die distal inhaltsleer, geschrumpft und glanzlos sind, während sie proximal prall vom verflüssigten Sekret gedehnt sind und stark glänzen. Gegenüber den Befunden am wachsenden Schlauche ist die Durchlässigkeit der Propria ein Neuerwerb, der wahrscheinlich bei Ausbildung der Stilettanlage erzielt wird. Das gleiche gilt für den distalen Porus, der an völlig entladenen Cniden unschwer nachzuweisen ist.

Die Bedeutung der Stilette liegt in der Verwundung des Beutetiers und in der Einführung des Schlauchs in dessen Gewebe (Grenacher). Die grossen Dornen des Basalstückes treten, noch dicht zusammengepresst, als einheitlicher Dolch aus der Cnide hervor und durchschlagen den Panzer der als Nahrung dienenden Crustaceen, bei grösseren Tieren wohl nur an den weicheren Stellen (Gelenkhäute). Bei fortschreitender Umstülpung des Schlauches weichen sie auseinander und sind zuletzt, widerhakenartig, leicht gegen rückwärts geneigt. Vollständig dürfte der Schlauch selten umgestülpt werden, da das Eindringen in die Gewebe beträchtlichen Kraftaufwand erfordert und bei Entladung auf künstlichen Reiz hin, z. B. bei Zusatz dünner Essigsäure, gewöhnlich ein verschieden langer Schlauchabschnitt als dünner Faden im Innern des ausgetretenen Stückes unumgestülpt bleibt. Das Sekret dürfte demnach vorwiegend durch Diffusion in die Gewebe gelangen.

Carmarina hastata Haeck.

Schirmrand (nach O. und R. Hertwig).

Der Schirm der Medusen ist als das stark verbreiterte, abgeplattete und mit den Rändern gegen den Mund zu vorgebogene, apicale Ende eines Hydropolypen, der einen apicalen Tentakelkranz trägt, aufzufassen. Wir unterscheiden demnach am Schirmrand (Fig. 490) eine

apicalwärts (Exumbrella) und eine oralwärts (Subumbrella) gewendete Ektodermschicht, die ineinander umbiegen; ferner zwei gleichfalls ineinander umbiegende Entodermlamellen, die vom Ektoderm durch eine Stützlamelle getrennt sind und einen Teil des Cölenterons umfassen. Dieses einfache Schema kompliziert sich auf mehrfache Weise. Zunächst zeigt sich der Schirmrand in das Velum verlängert, in eine dünne, nur von beiden Ektodermschichten und von der Stützlamelle gebildete, Haut, die wie ein Diaphragma gegen die Schirmhöhle zu vorspringt. In regelmässigen Abständen entspringen vom Schirmrand ferner die sechs Tentakeln, in welche sich Ektoderm, Entoderm und Stützlamelle fortsetzen. Das exumbrellare Ektoderm ist stark abgeplattet und liegt einer dicken Gallertschicht auf, die eine exumbrellare Verstärkung der Stützlamelle vorstellt (Schirmgallert). An der Grenze zum Velum und zu den Tentakeln, welch letztere in direkter Verlängerung des Schirms, also unter rechtem Winkel zum Velum gestellt sind, ändert das exumbrellare Ektoderm auffallend seinen Charakter. Es bildet einen dicken Randwulst, der einerseits von Jugendstadien der auf den Tentakeln zum Verbrauch kommenden Nesselzellen erfüllt, andererseits an der Uebergangsstelle ins niedrige Epithel des Velums, unter rascher Abnahme an Höhe, als exumbrellarer Nervenstreifen entwickelt ist. Ihm entspricht ein schwächerer subumbrellarer Nervenstreifen, der auch am Velum, nahe an dessen Ursprungsstelle am Schirmrand, gelegen ist. Während das ganze exumbrellare Ektoderm, ausser an den Tentakeln, der Muskelfasern entbehrt, ist das subumbrellare mit cirkulären quergestreiften Muskelfasern ausgestattet, die nur unmittelbar am Schirmrand, in Umgebung des subumbrellaren Nervenstreifens, unterbrochen sind.

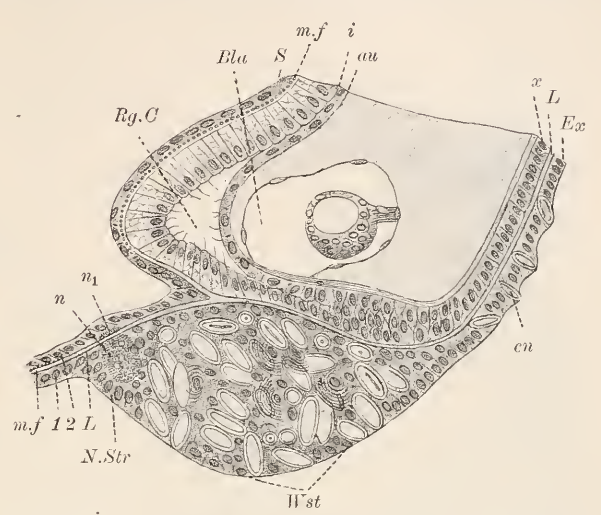


Fig. 490. *Carmarina hastata*, Schirmrand, quer geschnitten. *S* Subumbrella, *Ex* Exumbrella, *Rg.C* Ringkanal, *i* und *au* innere und äussere entodermale Epithelschicht desselben, *x* Mantelspange, *Bla* Hörbläschen, *Wst* Randwulst, *N.Str* exumbrellarer Nervenstreifen, *n* zugehöriger Nervenstamm, n_1 subumbrellarer Nervenstamm, *1* exumbrellares, *2* subumbrellares Epithel des Velums, *L* Stützlamelle (die Schirmgallerte ist nicht bezeichnet), *m.f* cirkuläre Muskelfasern, *cn* Cnide. Nach O. und R. Hertwig.

Das Cölenteron ist am Schirmrand als Ringkanal[1]) offen

[1]) Die Bezeichnung „Kanal" (siehe im allg. Teil, Organologie, allg. Prinzipien) wird hier beibehalten, da es sich um Abschnitte eines Cölenterons, nicht eines Enterons (siehe dagegen bei Ctenophoren), handelt, deren nutritorische Funktion in vielen Fällen (siehe z. B. bei *Tubularia*: Gonophor) ganz unterdrückt ist.

erhalten; ebenso bildet es sechs offene Radialkanäle, die gegen den Magenstiel der Meduse hin, also oralwärts, verlaufen, sich aber auch direkt in die Tentakeln fortsetzen. Im ganzen übrigen Bereiche liegen beide Entodermschichten des Schirms eng aufeinander und bilden derart die solide Entodermplatte (sog. Entodermlamelle). An zwölf Stellen des Schirmrandes, die zur Hälfte den Tentakeln entsprechen, zur Hälfte mit ihnen alternieren, findet sich eine schmale Wucherung des Entoderms am Ringkanal, die als solider Streifen sich eine Strecke weit aussen an der Gallerte, unter der Exumbrella, emporschlägt. Man bezeichnet die Streifen, an welchen gesonderte Epithelschichten nicht zu unterscheiden sind, als centripetale Mantelspangen.

Ektoderm. Die Exumbrella besteht am Schirm aus stark abgeplatteten Deckzellen, die nur im Bereiche der Mantelspangen cylindrische Form annehmen und mit Nesselzellen untermischt sind. Am Velum ist die Form der Deckzellen eine niedrig cylindrische; am Randwulst dagegen gewinnen sie, entsprechend der mächtigen Erhöhung des Epithels, bedeutende Länge. Zwei Regionen sind hier zu unterscheiden: der Nervenstreifen und der Nesselzellbildungsstreifen. Am ersteren mischen sich unter die Deckzellen reichlich Sinneszellen, die distal ein dünnes, bewegliches Sinneshaar tragen und basal sich in zwei Nervenfasern ausziehen, welche sich einem cirkulär verlaufenden, basiepithelial gelegenen, Nervenstamm beimischen. Dem Stamme liegen reichlich Nervenzellen auf, die in der Hauptsache bipolar geformt sind und ihre Fasern gleichfalls in den Stamm abgeben. Vom Stamme treten Fasern durch einreihig geordnete Oeffnungen zum subumbrellaren Nervenstreifen über; auf das Velum und unter den Nesselzellbildungsstreifen sind abgehende Fasern nicht zu verfolgen, dagegen strahlen sie auf die Tentakeln aus. Die Dicke der Fasern ist eine geringe; eine Unterscheidung von Receptoren und Effektoren ist nicht möglich. Genauere Untersuchung lehrt den fibrillären Aufbau sowohl der Fasern, als auch der Zellkörper. In den ersteren verlaufen die Neuro-

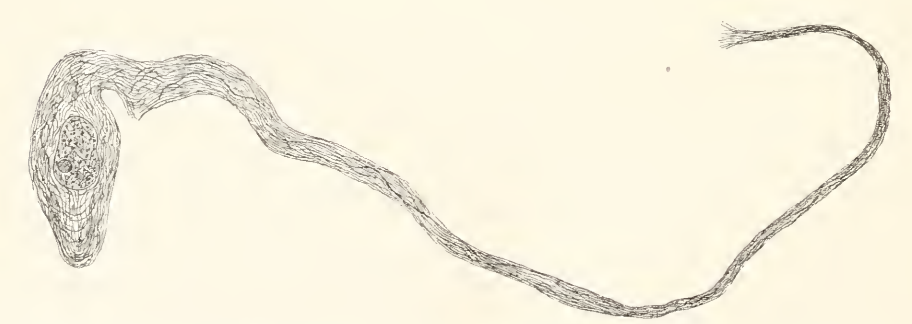


Fig. 491. *Carmarina hastata*, unipolare Nervenzelle. Nach K. C. SCHNEIDER. Zeigt den Verlauf der Neurofibrillen.

fibrillen leicht gewellt längs; sie treten in den Zellkörper ein und gehen hier, im Umkreis des Kernes, in die Fibrillen anderer Fortsätze über (Zellgitter). Bei unipolaren Zellen (Fig. 491) biegen die Fibrillen des Fortsatzes an der dem Fortsatz opponierten Seite

des Zellkörpers ineinander um, ebenso wie es bei unipolaren Zellen höherer Metazoen, z. B. in Spinalganglienzellen, der Fall ist. Es sei hier auch auf Nervenzellen von Siphonophoren (*Velella* Fig. 492) hin-

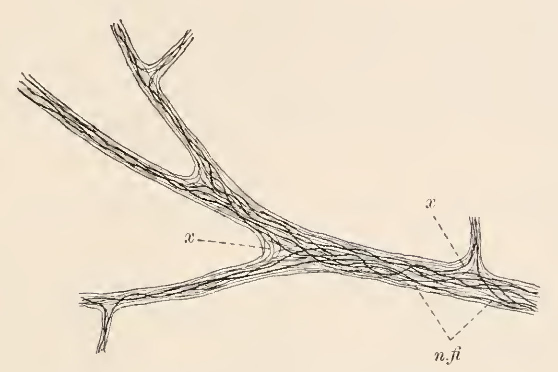


Fig. 492. *Velella spirans,* verzweigte Nervenfaser. Nach K. C. SCHNEIDER. *n.fi* Neurofibrillen, *x* desgl., die aus einem Faserzweig in einen anderen treten, also den Zellkörper nicht passieren.

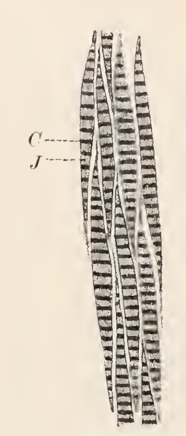


Fig. 493. *Carmarina hastata,* Muskelfasern von der Subumbrella. *C* Kontraktionsstreifen (?), *J* isotrope Substanz.

gewiesen. Hier sieht man an Gablungsstellen der Fasern Fibrillen direkt aus dem einen Ast in den anderen umbiegen. Diese Fibrillen treten also nicht in den Zellkörper ein; sie vermitteln daher die Uebertragung von Reizen unter Vermeidung des Zellgitters, was mit den Beobachtungen an vielen höheren Tieren (siehe *Astacus, Lumbricus* und Vertebraten) übereinstimmt.

Vom Nervenstreifen ist noch zu erwähnen, dass sich konstant am Nervenstamm vakuolenartige helle Räume vorfinden, deren Bedeutung unbekannt ist. Sie kommen auch dem subumbrellaren Streifen zu.

Zwischen den langgestreckten, basalwärts gegabelten, Deckzellen der Nesselzellbildungsstreifen finden sich junge Cnidocyten in Menge. Ihre Anordnung und Ausbildung schliesst sich eng an die Verhältnisse an, welche vom Basalwulst der *Physophora*polypen eingehend geschildert wurden, so dass auf jenes Kapitel verwiesen werden kann. An den Tentakeln finden sich cylindrische Deckmuskelzellen vom typischen Bau (siehe *Hydra*) und ausgebildete Nesselzellen in Menge.

Die Subumbrella ist sehr eintönig entwickelt. Sie besteht, mit Ausnahme des Nervenstreifens, aus niedrig-cylindrischen Deckmuskelzellen und basal eingeschobenen Nervenzellen, die sich auf der Muskelfaserschicht plexusartig verteilen. Die Deckmuskelzellen zeigen bemerkenswerte Ausbildung. Zunächst bleibt in Hinsicht auf die relative Kürze der Muskelfasern und ihre dichte Anordnung fraglich, ob jede Zelle bloss eine einzige Faser, oder ob sie mehrere bildet, doch ist das letztere unwahrscheinlich. Die Fasern gleichen Bändern, die auf der Kante stehen und, wie der Querschnitt lehrt, aus deutlich gesonderten, einreihig geordneten, Fibrillen aufgebaut sind. Die Fibrillen sind quergestreift. Es lässt sich nicht feststellen, ob Zwischenstreifen und Quernetze vorkommen; die auf Fig. 493 abgebildeten Querstreifen sind wohl als Kontraktionsstreifen

aufzufassen. Im Sarc beobachtet man aufsteigende Fäden, deren basales Verhalten nicht sicher festzustellen ist. Der Kern liegt im distalen Zellbereiche.

Der niedrige subumbrellare Nervenstreifen zeigt im wesentlichen den gleichen Bau wie der exumbrellare. Er besteht aus Deck- und Sinneszellen, sowie aus Nervenzellen, unter denen einzelne eine ansehnliche Grösse erreichen und entsprechend dicke Fasern abgeben. Alle Fasern bilden einen cirkulären Nervenstamm, der mit dem exumbrellaren (siehe oben) in Verbindung steht und durch seitlich abzweigende Fasern auch an der Bildung des subumbrellaren Nervenplexus teilnimmt.

Entoderm. Das Entoderm besteht aus cylindrischen oder abgeplatteten Nährzellen von lockerer Gerüststruktur, mit eingelagerten Trophochondren und einer Geissel. An der Entodermplatte sind die Zellen stark abgeflacht und beide Schichten nicht gesondert zu unterscheiden. Platt sind auch die Zellen an der exumbrellaren Seite der Ring- und Radialkanäle. Drüsenzellen scheinen an den Tentakeln vorzukommen.

Stützlamelle. Die Stützlamelle zeigt feinfibrilläre Struktur. Sie ist im allgemeinen zart, nur an den Tentakeln und unter der Exumbrella abweichend entwickelt. An den Tentakeln bildet sie hohe dünne Längssepten, an welchen die hier vorhandenen Längsmuskelfasern des Ektoderms sich fiedrig anordnen. Exumbrellar ist die Lamelle mächtig als Gallertschicht entwickelt. Sie besteht aus zarten Grenzlamellen unter den anstossenden Epithelien und aus einer voluminösen hyalinen Gallertmasse im Innern, in welcher einerseits zarte Bindefibrillen in lockerer Verteilung flächenhaft, andererseits kräftigere, sog. elastische, Fasern radial verlaufen. Die elastischen Fasern sind ihrem chemischen Verhalten nach nichts anderes als Bindefasern, die beide Grenzlamellen verbinden. Sie erscheinen am Präparat, infolge der Schrumpfung der Gallerte durch Wasserentziehung, in Spiralwindungen gelegt.

Sinnesorgane. *Carmarina* besitzt zwölf Gehörorgane, an deren Bildung sich Ektoderm und Entoderm beteiligen. Die Gehörorgane stellen ovale Bläschen (Fig. 209) dar, welche entsprechend den Mantelspangen (siehe oben) am Schirmrand in der Gallerte liegen und mit dem einen, proximalen, Ende der Grenzlamelle gegen den Randwulst hin innig angefügt sind. Sie sind von einer eigenen zarten Grenzlamelle umgeben, die in die Grenzlamelle des Randwulstes übergeht und hier eine kleine Oeffnung frei lässt, durch welche zwei Hörnerven in das Bläschen eintreten. Das Bläschen wird von einer dünnen Ektodermschicht ausgekleidet, in der die Nerven zum distalen Pole des Bläschens verlaufen. Hier schlägt sich das Epithel gegen innen zu um und bildet den ektodermalen Ueberzug des Hörkölbchens, der einseitig als Sinnesepithel ausgebildet ist. Die Sinneszellen des letzteren tragen je ein langes starres Hörhaar, das bis zur Bläschenwand vorspringt, und laufen basal in Nervenfasern aus, welche in die Hörnerven übergehen. Im Innern des Hörkölbchens findet sich ein birnenförmiger Körper, der aus zwei Zellen besteht und von einer zarten Grenzlamelle umgeben ist, die gegen den distalen Pol hin in einen feinen Stiel ausläuft. Letzterer ist an der Grenzlamelle des Bläschens befestigt. Die eine der erwähnten Zellen enthält einen grossen sphärischen Otolithen, an dem eine konzentrische Schich-

tung nachweisbar ist; vom Sarc ist nur ein dünnes Häutchen, in dem der Kern liegt, erhalten. Die andere, dem Stiel benachbarte, Zelle ist sarcreicher und viel kleiner; sie enthält zuweilen auch kleine Konkremente (Nebenotolithen).

Beide Zellen des birnenförmigen Körpers leiten sich, wie durch Vergleich mit verwandten Medusen (Geryoniden) hervorgeht, vom Entoderm des Ringkanals ab. Das Bläschen selbst und das Aussenepithel des Hörkolbens ist ektodermalen Ursprungs und repräsentiert eine Einstülpung des Nervenstreifens, die sich, bis auf die Verbindung durch die Nerven, abgeschnürt hat.

Physophora hydrostatica Forskål und *Rhizophysa filiformis* Forskål.

Pneumatophor.

Die Schwimmblasen (Pneumatophoren) der Siphonophoren stellen modifizierte Medusen vor. Wir betrachten speziell die Blase von *Physophora* (Fig. 494), die durch einen sekundären Gasporus ausgezeichnet ist und enorm entwickelte Gaszellen besitzt, die, nebst denen von *Rhizophysa*, unten ausführlicher zur Besprechung kommen. Die Blase hat die Form eines Cylinders mit abgerundeten Enden. Das eine Ende ist seitlich am Stamme angewachsen und als apikales zu bezeichnen; das andere Ende entspricht der Schirmöffnung der Medusen, ist aber geschlossen und daher am besten indifferent als proximales Ende zu benennen. Hier findet sich bei den Blasen der Cystophoren der sog. primäre Porus, der als Rest einer Schirmöffnung zu deuten ist; bei den Physophoren fehlt ein solcher. Die Blase verschmächtigt sich ein wenig gegen das proximale Ende hin. Sie ist in toto nur dem Medusenschirm vergleichbar, da ein dem Magenstiel entsprechendes Gebilde völlig fehlt. Man bezeichnet aber als Blasenschirm nur die äusseren Schichten und zwar die ektodermale Exumbrella, eine Grenzlamelle (Schirmlamelle) und eine innere Entodermschicht (Schirmentoderm); dagegen die inneren Schichten als Blasenflasche (Gasflasche), an der eine äussere Entodermschicht (Flaschenentoderm), eine zweite Lamelle (Flaschenlamelle) und die ektodermale Subumbrella zu unterscheiden sind. Das Cölenteron ist überall geräumig erhalten und wird durch eine wechselnde Zahl von Längssepten (etwa 7 oder mehr) in Taschen abgeteilt, die am apikalen Pole zu einem einheitlichen Magenraume sich verbinden. Am proximalen Ende sind Schirm und Flasche miteinander verwachsen.

Wir betrachten zuerst den Blasenschirm. Sowohl Ektoderm und Entoderm, als auch die Lamelle, zeigen nichts auffallendes. Das Ektoderm ist flach und besitzt longitudinale Muskelfasern; das Entoderm hat gleichfalls niedrige Zellen, die mit cirkulären Fasern versehen sind. Nervenzellen und Nesselzellen kommen dem Ektoderm zu; letztere sind besonders reich am freien Ende angehäuft, wo das Epithel bedeutend erhöht ist. Im allgemeinen ist als stärkste der drei Schirmschichten die Lamelle entwickelt. Sie bildet für die ektodermale Muskulatur niedrige Septen, welche direkt in die hohen des Stammes (siehe im speziellen Kapitel weiteres) übergehen. Am apikalen Pole, in unmittelbarer Nachbarschaft des Stammes, wird die Lamelle vom Gasporus durchbrochen. Sie bildet breite ausgezackte Grenz-

flächen rings um den Porus, auf denen Ekto- und Entoderm ineinander übergehen und ringförmige Muskelfasern (Sphincter) entwickeln.

Viel komplizierter als der Schirm ist die Flasche gebaut. Das apikale Ende liegt frei im sog. Magenraume, die Seitenflächen sind dagegen durch die Septen mit dem Schirm verbunden. Indessen ist als

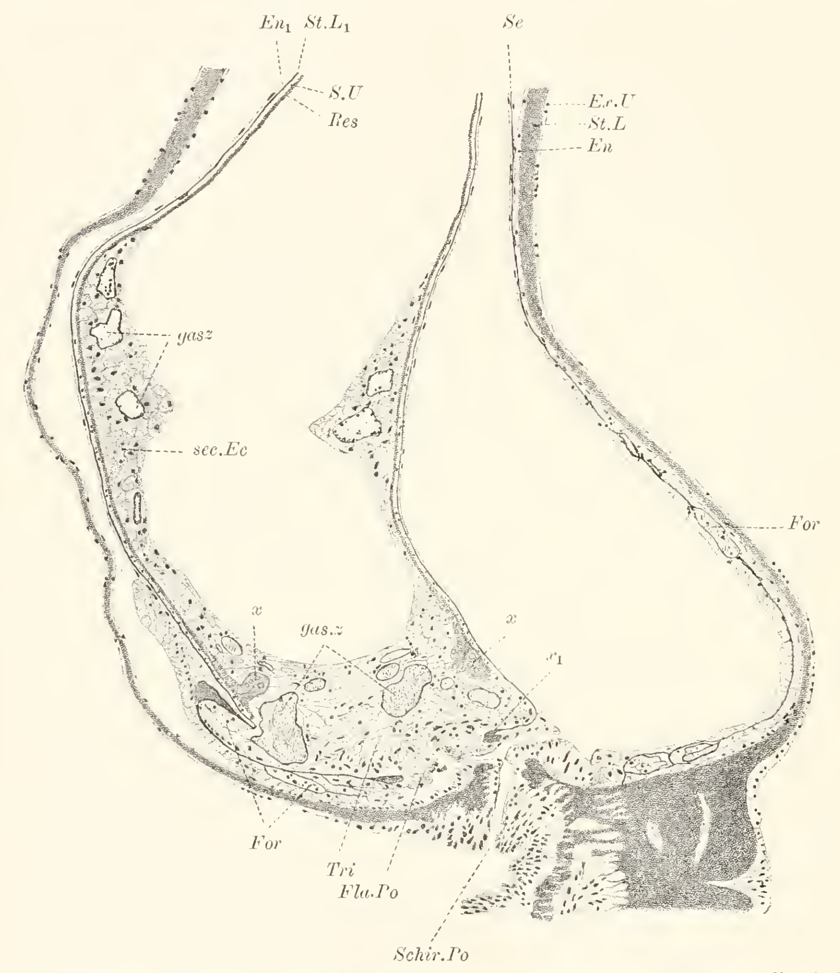


Fig. 494. *Physophora hydrostatica*, Pneumatophor längs. *Ex.U* Exumbrella, *St.L*, *En* Stützlamelle und Entoderm des Schirms, *Se* Septum, En_1, $St.L_1$ Entoderm und Stützlamelle der Flasche, *S.U* Subumbrella, *Res* chitiniges Reservoir, *x* Oeffnung desselben, *sec.Ec* sekundäres Ektoderm, *Tri* Trichtergewebe, x_1 Oeffnung der Flaschenlamelle, *Fla.Po* Flaschenporus, *Schir.Po* Schirm-(Gas-)porus, *For* wurzelartige Fortsätze des Trichtergewebes in die Septen, *gas.z* Gaszellen.

besondere Komplikation zu berücksichtigen, dass im Bereiche des proximalen Blasenendes nur die Entodermschichten von Schirm und Flasche sich an den Septen vereinigen, dagegen die Lamelle, die von der Flasche ausgeht, den Schirm nicht erreicht; erst in der Region des Lufttrichters (siehe unten) tritt die Septallamelle an die des Schirms heran, ist dabei aber vielfach von Lücken durchbrochen. Diese Lücken

gestatten den Durchtritt der cirkulären Muskelfasern. Nur ganz am proximalen Ende hängen beide Lamellen an engumgrenzter Stelle innig zusammen, welche Verbindung als Rudiment des Porus zu deuten ist. Am apikalen Ende zeigt die Flaschenlamelle eine Unterbrechung (Flaschenporus), deren Weite durch das Verhalten des in der Flasche eingeschlossenen Gases bedingt ist. An der Figur ist der Porus von beträchtlicher Weite und zugleich die von der Lamelle gebildete Porenkante wulstig verdickt; an anderen Blasen ist er kaum nachzuweisen (siehe darüber weiter unten).

Das Entoderm der Flasche besteht am proximalen Pole aus Pigmentzellen, welche dem Pol eine intensive Färbung verleihen. Im übrigen ist der Epithelcharakter gleich dem am Schirm und nur an den Septen, soweit sie Trichterfortsätze enthalten (siehe unten), erscheinen die Nährzellen voluminöser entwickelt und reichlich von Körnchen erfüllt, die wohl als Trophochondren zu deuten sind. Am Flaschenporus tritt das Entoderm in direkte Berührung mit dem Trichterektoderm, von dem es aber leicht zu unterscheiden ist.

Das Ektoderm (Subumbrella) bedingt den komplizierten Bau der Flasche. Zunächst ist an der Flasche zwischen einem apikalen Teil, welcher das Gas entwickelt (Gastrichter), und einem viel grösseren Reservoir, das gegen den proximalen Blasenpol hin gelegen ist, zu unterscheiden. Das Reservoir wird von niedrigen Zellen ausgekleidet, die eine kräftige, flach geschichtete, Cuticula bilden (chitiniges Reservoir) und mit cirkulären glatten Muskelfasern ausgestattet sind. An der Uebergangsstelle zum Trichter endet das chitinige Reservoir mit freier stark verdickter Kante. Es stellt gewissermassen den Ballon einer Montgolfière vor, durch dessen untere Oeffnung das Gas, welches vom Trichter abgeschieden wird, eindringt und sich ansammelt. Das Ektoderm des Trichters ist vielschichtig und erfüllt diesen ganz. Damit nicht genug dringt es auch in das chitinige Reservoir vor und überkleidet dessen Wandung eine beträchtliche Strecke weit (sekundäres Ektoderm). Oft erfüllt es den apikalen Teil des Reservoirs völlig, während in anderen Fällen ein weiter Hohlraum bleibt; letzterer Zustand erklärt sich durch starke Gasfüllung. Eine weitere Ausdehnung des Trichterektoderms erstreckt sich in die Septen. Es bildet in den Septen wurzelartige Fortsätze, die einerseits gegen den sekundären Blasenporus, andererseits gegen den proximalen Blasenpol, hin verlaufen und kurze Zweige abgeben. Sie enden proximalwärts etwa in gleicher Höhe, wie im Reservoir das sekundäre Ektoderm.

Das Trichterektoderm mitsamt seinen sekundären Ausdehnungen enthält zwei Arten von Zellen. Die eine ist reich an Körnern, welche aber, weil immer gleich beschaffen, nicht Sekretkörner, sondern wahrscheinlich Speicherkörner (Trophochondren) vorstellen; wir wollen diese Zellart indifferent als Körnerzellen bezeichnen. Sie sind am körnerreichsten im Bereiche des sekundären Ektoderms, körnerarm dagegen in der Nähe des Flaschenporus und daher hier wegen ihres hellen Aussehens gewöhnlich leicht von den an Körnern besonders reichen Entodermzellen zu unterscheiden. Die Körnerzellen bilden die Hauptmasse des Trichter- und sekundären Ektoderms und sind, mindestens im Trichter, vielschichtig angeordnet. Die zweite Zellart sind die Gaszellen, über deren Verteilung und Beschaffenheit unten berichtet wird.

Am lebenden Objekte (Messina 1899) konnte die teilweise Entleerung des Reservoirs durch den Gasporus nachgewiesen werden. Es treten langsam, wahrscheinlich infolge von Kontraktion der cirkulären Reservoirmuskeln, Gasblasen durch den Gasporus nach aussen, ohne dass eine Zerreissung der Trichterwand eintritt (gegen CHUN). Die Figur ist nach Schnitten von einer teilweis entleerten Blase gezeichnet. Der Flaschenporus, der in anderen Fällen vom Gasporus weit entfernt liegt, erscheint hier diesem dicht genähert; das Gas entweicht durch Lücken des Trichterektoderms aus dem Reservoir. Dies eigenartige Verhalten der *Physophora*blase erscheint als Vorstufe des bemerkenswerten Blasenbaus von *Angela* (Auronecten HÄCKEL's). Hier liegt der Blasenporus an der Spitze eines kegelförmigen Anhangs dicht neben dem apikalen Pole der Blase und der Trichter mitsamt dem Flaschenporus ist in diesen Anhang vorgeschoben.

Gaszellen. Ausser den Gaszellen von *Physophora* seien auch die von *Rhizophysa* in Betracht gezogen, welche eine noch bedeutendere, geradezu kolossale, Grösse erreichen. Als Gaszellen sind bei *Physophora* alle in den Trichterfortsätzen gelegenen Zellen zu deuten. Man trifft hier in den Zellen alle Phasen der Sekretbildung nebeneinander an; neben sekretfreien Zellen, die als unscheinbare Wandzellen des Fortsatzes erscheinen, finden sich riesige reife Elemente, die in der Achse des Fortsatzes liegen, in das Gewebe des Trichters und auch ins sekundäre Ektoderm des Reservoirs eindringen und hier ausmünden. Es hält ausserordentlich schwer, sich eine genaue Vorstellung von der Form dieser Zellen zu verschaffen; nur das eine erscheint sicher, dass die sekretreifen Zellen einerseits an irgend einer Stelle der septalen Fortsätze peripher an der Lamelle inserieren, andererseits ins Lumen des Reservoirs einmünden. Auch sekretunreife Zellen sind an günstigen Stellen auf längere Strecken in den Fortsätzen zu verfolgen. Sie senken sich dabei ins Innere des Fortsatzes, wo sie aber nach einiger Entfernung zu enden scheinen. Andere, ganz unreife, Zellen erscheinen thatsächlich nur als wandständige Belagzellen der Fortsätze.

Bei *Rhizophysa* liegen die Gaszellen gleichfalls in wurzelartigen Fortsätzen des Lufttrichters (Fig. 495), die aber, da hier Septen im Cölenteron mangeln, frei in dieses hineinhängen. Alle in den Wurzeln gelegenen Zellen, deren es immer nur wenige giebt, sind riesige Gebilde mit nur einem, basal nahe der Stützlamelle gelegenen, sehr grossen gelappten Kerne; sie setzen sich, wie bei *Physophora*, in das Trichtergewebe, das aber nur sehr spärlich entwickelt ist, fort und durchdringen mit ihren distalen schmalen Abschnitten auch das sekundäre Ektoderm, um in das Reservoir einzumünden. Ein Zugrundegehen der Gaszellen bei der Sekretentleerung ist für *Rhizophysa* keinesfalls anzunehmen, da Ersatzzellen, wie sie bei *Physophora* die speziellen Wandzellen der Wurzeln darstellen, fehlen (siehe unten über *Physophora*). Jede Gaszelle scheint dauernd ihre Länge und Lagebeziehungen zu wahren.

Die Strukturen beider Arten von Gaszellen entsprechen sich im wesentlichen und können deshalb gemeinsam besprochen werden. Die Gaszellen bilden wegen ihrer riesigen Dimensionen günstige Untersuchungsobjekte unter den Drüsenzellen; vor allem auch weil das verquellende Sekret sich in ein Gas umwandelt, von dem im Präparat keine Strukturen, die die Deutung der Bilder erschweren

könnten, verbleiben, während das verquellende Sekret anderer Drüsenzellen oft ein Pseudogerüst vortäuscht. Die secernierende Gaszelle ist mehr oder weniger reich mit Sekrettropfen erfüllt, die Hämatoxylin

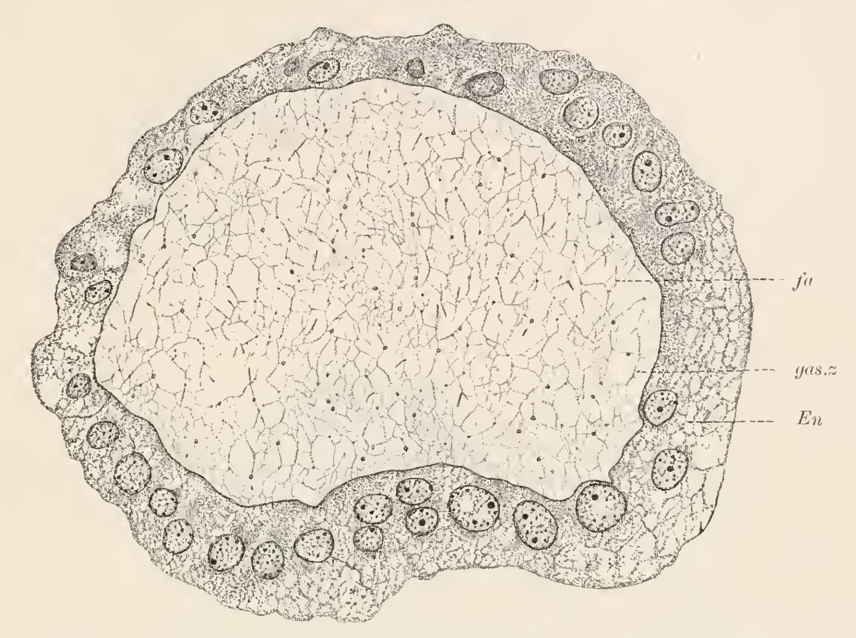


Fig. 495. *Rhizophysa filiformis*, Querschnitt durch eine Wurzel des Gastrichters des Pneumatophors. *gas.z* Gaszelle, *fa* Sarcgerüst, *En* Entoderm.

nur in geringem Maasse annehmen und oft unregelmässige breitgeflossene Form, zugleich einen eigenartigen fettigen Glanz, besitzen. Aus diesen Tropfen dürften die Gasblasen direkt entstehen, wenigstens fehlt jede weitere Zwischenstufe. Neben den Tropfen finden sich immer Körner von geringerer Grösse, die sich mit Hämatoxylin kräftig blau färben. Die Gaszellen erweisen sich also als eine Art von Schleimzellen. Zwischen den runden Körnern und den Tropfen giebt es alle Uebergänge. Besonders *Physophora* ist für diese Untersuchungen ein günstiges Objekt; in Formol konserviertes Material zeigte die Körnelung sehr dicht und gleichmässig. Bei *Rhizophysa* fanden sich sowohl die blau gefärbten Körner, als auch die Tropfen, doch war ihre Menge in den vorliegenden Präparaten eine geringe. In Schnitten der einen Blase war das Sekret zur Hauptsache entleert, die meisten Zellen arm an Substanz; bei einer anderen Blase waren zwar die Zellen von Sekret erfüllt, dieses aber noch unreif, daher die Chromophilie eine geringe (siehe unten). — Ausser den Körnern ist in reifen Gaszellen vor allem noch eine Theka zu unterscheiden; sie tritt besonders bei Eisenhämatoxylinfärbung hervor und zeigt meist deutlich einen Aufbau aus längsverlaufenden Fäden. Ferner finden wir den Kern, hinsichtlich dessen bei beiden Siphonophorenarten beträchtliche Unterschiede vorliegen.

Bei *Physophora* giebt es eine wechselnde, geringe Anzahl von ovalen Kernen, die meist in Gruppen, stellenweis aber auch vereinzelt, zwischen den Körnern liegen, und ein degeneratives Aussehen zeigen.

Nuclein scheint in körniger Form ganz zu fehlen, ebenso ist ein Gerüst nicht sicher zu erkennen; der Inhalt erscheint hell und undeutlich granulär und nimmt bei Eosinfärbung einen rötlichen Ton an. Die Kernmembran tritt (bei Eisenhämatoxylinfärbung) deutlich hervor. Ein grosser Nucleolus ist vorhanden, nimmt aber, in Gegensatz zu den Nucleolen der anderen Zellen, Eisenhämatoxylin nur wenig an. Die Kerne jüngerer Zellen zeigen ein normaleres Verhalten, so dass wir daraus auf Degeneration der Kernsubstanzen schliessen dürfen, die Hand in Hand mit dem Untergange des Sarcs geht. Auf Degeneration deutet auch die Kernvermehrung, welche durch Wachstum und Einschnürung erfolgt.

Bei *Rizophysa* findet sich in den reifen Drüsenzellen nur ein grosser wandständiger Kern (Fig. 496), der im ganzen ovale Form



Fig. 496. *Rhizophysa filiformis*, Partie aus einer Gaszelle des Pneumatophors. *ke* Kern, *sph* Sphäre, *x* flügelförmige Ausbreitung des Gerüsts, *fa* Gerüstfäden, *sec.k* junge, *sec.k*$_1$ in Auflösung begriffene Sekretkörner.

wahrt, in dessen Oberfläche aber schmale Furchen einschneiden, die oft aussen schmäler als innen sind, so dass man gelegentlich an oberflächlichen Kernschnitten helle abgeschlossene Räume zwischen dem nucleinreichen Gerüst vorfindet, deren Zusammenhang mit dem Sarc nur durch Vergleich der benachbarten Schnitte festgestellt werden kann. Ausser dieser feineren Skulptur, die wie es scheint niemals zu einem Kernzerfall führt, zeigen viele (oder alle?) Kerne eine einseitige tiefe Ausbuchtung, die ihnen an entsprechenden Schnitten Nierenform verleiht. In die Ausbuchtung senkt sich eine sphärenartige Verdichtung der Zellsubstanz ein (siehe unten), gegen welche

hin die Kernkontur oft stark franzig aufgelockert ist. Die Kerne sind so dicht erfüllt von feinen Nucleinkörnchen, dass sie manchmal fast homogen schwarz bei Eisenhämatoxylinfärbung erscheinen. Dünne Schnitte zeigen eine charakteristische Anordnung des Mitoms. Die Fäden verlaufen in der Hauptsache parallel zu einander und zur Kernoberfläche; manchmal treten konzentrische oder radiale Anordnungen hervor, die wohl durch die Oberflächenskulptur bedingt sind. Ob Nucleolen vorkommen, war nicht sicher festzustellen.

Bei *Physophora* konnte weder eine Einbuchtung der Kerne, noch eine anliegende Sphäre, mit Sicherheit nachgewiesen werden. Die Spähre von *Rhizophysa* ist von eigentümlicher Gestalt. Von einer runden Hauptmasse aus, die in die Kerneinbuchtung eingreift und oft zwischen Kern und Theka eingeschoben ist, manchmal sogar als eine Verdickung der Theka selbst erscheint, strahlen ein Paar flügelartige Gerüstzüge aus und verlieren sich allmählich. Ausserdem gehen noch zarte Stränge ab, welche vor allem dem Kern anliegen, dann aber in den Zellleib ausstrahlen. Eine gleichmässig radiale Ausstrahlung wurde in keinem Falle beobachtet. Der Saum der Sphäre ist deutlich fädig struiert; die Fäden schwärzen sich leicht mit Eisenhämatoxylin. Das Centrum der Sphäre ist dicht struiert; Fäden sind auch hier, wenngleich schwierig, nachweisbar und durchflechten sich innig. Ein Centrochonder wurde nicht beobachtet.

Lokal tritt fädige Struktur des Sarcs an den Gaszellen von *Rhizophysa* ungemein deutlich hervor; sie ist auch in den jungen Drüsenzellen der *Physophora* ausgezeichnet zu erkennen. Zur Demonstration eines fädigen Baues von Drüsenzellen sind beiderlei Elemente sehr geeignet. Bei *Physophora* erscheint die ganze junge Zelle von einem lockeren, aber starren, Fadenwerk erfüllt; an den secernierenden Zellen sind Fäden nur schwierig zu unterscheiden. Bei *Rhizophysa* dagegen erfüllt das erwähnte und in Fig. 495 dargestellte Fadenwerk wohl nie die ganze Zelle gleichmässig. Man findet neben umfangreichen fädig struierten Stellen andere durchaus leer oder nur mit Tropfen und Körnern ausgestattet.

Apolemia uvaria Lesueur u. a.

Stamm.

Der Stamm der Siphonophoren ist eine interessante Organbildung, die, gleich dem Rhizom und Caulom der Hydropolypenstöcke, durch Abgliederung von den Polypen entstanden zu denken ist, aber grössere Selbständigkeit gewonnen hat. Der Stamm stellt eine lange dickwandige Röhre vor, deren dorsale Mediallinie als Knospungslinie alle übrigen Anhänge trägt. Bei *Apolemia uvaria* (Fig. 497), die zunächst und vor allem berücksichtigt werden soll, sind die Anhänge auf sog. Stammgruppen beschränkt; die übrigen Stammstrecken bleiben von Anhängen und Knospen derselben frei und zeigen die dorsale Mediallinie als schmalen Kiel entwickelt, der aus einer Längsrinne entspringt. Ventral ist eine flachere Rinne ausgeprägt; die Seitenflächen sind gleichmässig glatt gewölbt.

Auf dem Querschnitt unterscheiden wir Ektoderm, Stützlamelle und Entoderm. Das Entoderm bildet ein niedrig cylindrisches, grosszelliges Epithel mit cirkulär geordneten Muskelfasern. Die Stütz-

lamelle ist von beträchtlicher Dicke. Sie bildet gegen das Ektoderm hin longitudinale dünne, gewöhnlich sich gabelnde, Septen von ansehnlicher Höhe, welche der reich entwickelten ektodermalen Längsmuskulatur als Ansatzfläche dienen; niedrigere cirkuläre Septen sind

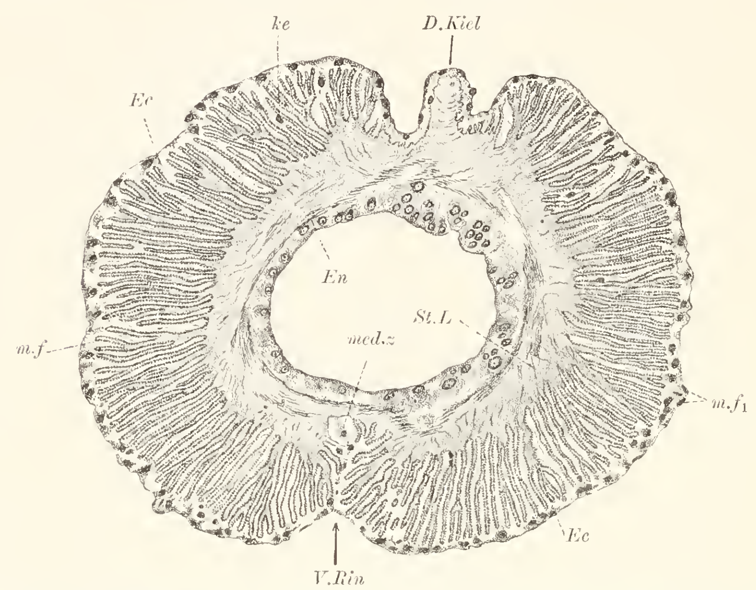


Fig. 497. *Apolemia uvaria*, Stamm quer. *D.Kiel* dorsaler Kiel, *V.Rin* ventrale Rinne, *Ec* Ektoderm, *m.f* Längsmuskelfasern, *m.f*$_1$ oberflächliche, im Sarc eingebettete, Muskelfasern, *ke* Kern einer tief gelegenen Muskelzelle, *med.z* Medialzelle, *En* Entoderm, *St.L* Stützlamelle.

gegen das Entoderm hin entwickelt. An der dorsalen und ventralen Mediallinie nehmen die Septen an Höhe ab und verlieren sich ganz. Ventral verdünnt sich zugleich die Lamelle ausserordentlich (Lamelleneinschnitt) und ist stellenweise nur als feines Blatt nachweisbar; indessen ist sie nirgends unterbrochen und es sind daher Entoderm und Ektoderm immer scharf getrennt. Dorsal wiederholt die Lamelle die äussere Form. Das Ektoderm besteht aus gestreckten Deckmuskelzellen, die distal in zwei cirkuläre Fortsätze auslaufen und basal mittelst eines langen Fortsatzes mit den Muskelfasern in Zusammenhang treten. Je tiefer die Fasern zwischen den Septen liegen, um so stärker verlängert ist der basale Teil der zugehörigen Zelle, der vielfach fadenförmigen Charakter annimmt. Vereinzelt findet man Zellen, die ganz in der Tiefe zwischen den Septen liegen; sie sind besonders reichlich an der ventralen Rinne, im Einschnitt der Stützlamelle, entwickelt. Hier findet sich auch, am Boden des Einschnitts und unmittelbar dem dünnen Lamellenblatt aufliegend, eine Längsreihe ziemlich grosser Zellen, die zunächst ganz indifferent als Medialzellen bezeichnen werden sollen.

Entoderm. Die entodermalen Epithelzellen sind sämtlich als Nährmuskelzellen zu deuten und tragen, wie es scheint, alle eine Geissel. Viele enthalten zwei Kerne, in denen immer ein Nucleolus scharf hervortritt. Das Sarc ist ausgesprochen längsfädig struiert

und arm an körnigen Einlagerungen; die zugehörigen cirkulären Muskelfasern sind zarter als die Fasern des Ektoderms. Nervenzellen wurden von SCHAEPPI in basiepithelialer Lage nachgewiesen.

Stützlamelle. Die Stützlamelle besteht aus einer spärlich entwickelten homogenen Grundsubstanz, welche als Kitt die reichlich eingelagerten Bindefibrillen verbindet. Die Fibrillen sind in drei Systemen angeordnet; sie verlaufen cirkulär, longitudinal und radial. Während die cirkulären Fibrillen vorwiegend in der Nähe des Entoderms vorkommen, liegen die longitudinalen vorwiegend dem Ektoderm genähert und bilden vor allem die Septen. Ihre Verlaufsrichtung entspricht also der Verlaufsrichtung der benachbarten Muskelfasern. Die radialen Fibrillenzüge sind leicht nachweisbar. Sie scheinen sich von den cirkulären abzuzweigen und dringen in die Septen vor. Interessant ist das Vorkommen radialer Muskelfasern in der Stützlamelle, welche sich von den cirkulären des Entoderms abzweigen und bis unmittelbar an das Ektoderm zu verfolgen sind. Ihr Nachweis fällt an guten Eisenhämatoxylinpräparaten leicht. Besondere Zellen fehlen der Stützlamelle ganz.

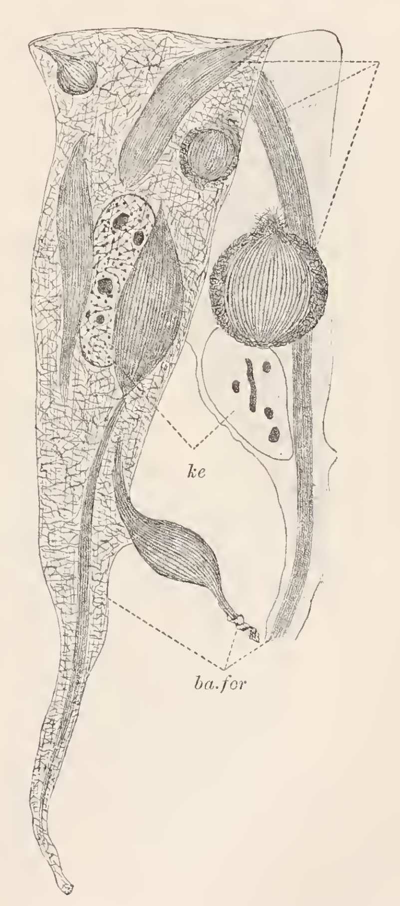


Fig. 498. *Apolemia uvaria*, Deckmuskelzellen des Stammes, nach K. C. SCHNEIDER. *ke* Kerne, *ba.for* basale Zellfortsätze, *x* sekundäre, ins Sarc eingelagerte, Muskelfasern. Die Gerüststruktur des Sarcs ist nicht genau dargestellt.

Ektoderm. Zwei Arten von Zellen kommen vor: Deckmuskelzellen und Nervenzellen. Die ersteren (Fig. 498) sind von bemerkenswerter Beschaffenheit. Ihre Form wurde schon erwähnt. Während in manchen Zellen ausser einem längsorientierten Gerüstwerk und dem grossen Kern nichts auffallendes wahrgenommen wird, enthalten viele anderen Zellen (oder alle?) längsverlaufende, leicht färbbare Stränge kontraktiler Substanz. die sich aus Myofibrillen aufbauen. Diese sekundären Fasern, wie sie im Gegensatz zu den primären, sonst ausschliesslich vorkommenden, genannt werden sollen, verlaufen sowohl cirkulär in den peripheren cirkulären Fortsätzen, als radial im eigentlichen Zellleib. Eisenhämatoxylin schwärzt sie intensiv. Dass es sich um Muskelfasern handelt, geht aus der Figur deutlich hervor. Man findet sie an Macerationspräparaten in allen Stadien der Verkürzung.

Die zwischen den Septen gelegenen Zellen, die bereits oben erwähnt wurden, repräsentieren keine besondere Zellart, sondern sind,

da sie mit Muskelfasern zusammenhängen, als in die Tiefe gesunkene Deckmuskelzellen, also als eine Vorstufe von echten Muskelzellen aufzufassen.

Die Nervenzellen liegen zwischen den Deckzellen und zwar in echt epithelialer Lage; nur ihre Fortsätze, deren drei vorhanden sein können, senken sich in die Tiefe. Ueber die Endigung derselben ist nichts bekannt. Die epitheliale Lage von Nervenzellen, die in keiner Weise als Sinneszellen zu deuten sind, ist von besonderem Interesse, da sie die enge Verwandtschaft der Epithelzellen zu den typischen Nervenzellen erweist. Im gleichen Sinne zu erwähnen sind die von den Gebr. Hertwig bei Medusen gemachten Befunde von Uebergangsformen zwischen Sinnes- und Nervenzellen.

Sehr auffallende Elemente sind die Medialzellen. Sie sind in der Längsrichtung des Stammes längsgestreckt und bilden eine ununterbrochene Zellreihe, deren Elemente mit breiten Flächen aneinanderstossen. Der Kern zeigt nichts Auffallendes; das Sarc ist ausgesprochen längsfädig struiert. Seitliche Fortsätze sind vorhanden, aber nur schwach entwickelt. Dass diesen Zellen eine besondere Bedeutung zukommt, ergiebt sich aus ihrer auffallenden Lage am Grund des Ektoderms und in der Nähe des Entoderms. Sie liegen im Ein-

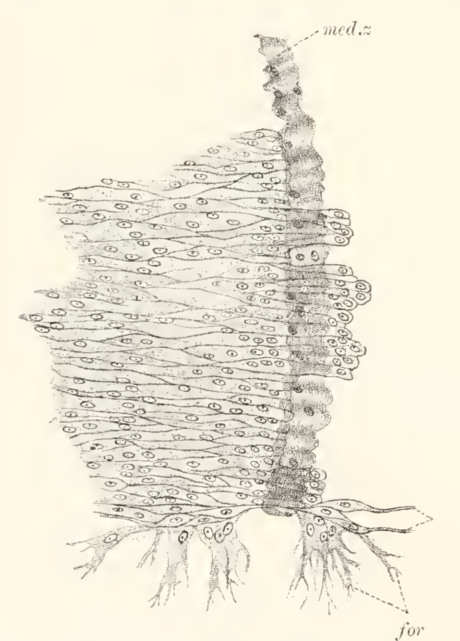


Fig. 499. *Forskalia ophiura*, isoliertes Stammektoderm. *med.z* Strang der Medialzellen, *for* basale Fortsätze der Deckmuskelzellen.

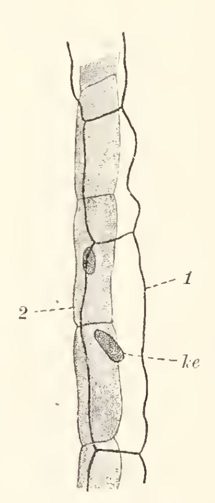


Fig. 500. *Plutus cnideuporus* K. C. Schneider, Medialzellen des Stammes. *1* obere, *2* untere Zellreihe, *ke* Kern einer oberen Zelle.

schnitt der Stützlamelle, die überall, wie nochmals hervorgehoben sei, völlig gegen das Entoderm geschlossen ist.

Aehnliche Medialzellen kommen sehr vielen Physophoren zu und erreichen besonders bei den Agalmiden und Forskaliden (Fig. 499), auch bei *Plutus cnideuporus* (Fig. 500), bedeutende Grösse. Bei den

Agalmiden kommen sogar zwei dicht übereinander gelegene Zellreihen vor. Immer sind die Zellen, entsprechend der Längsachse des Stammes, lang cylinderartig gestreckt und enthalten längsverlaufende feine Fibrillen. Sie sind reich an Lymphe, die beim Absterben der Zelle leicht ansquillt und zu auffälligen Deformationen des Sarcs führt. Fortsätze sind an frischem Material überhaupt nicht nachweisbar oder nur schwach entwickelt. Wie es scheint, treten Fortsätze der Deckzellen an sie heran, doch lassen sie sich leicht isolieren. Sie liegen immer basiepithelial und treten schon am lebenden Tiere durch ihre helle Struktur deutlich hervor. Vom Entoderm, auch von dessen ventralen blindsackartigen Ausstülpungen an den Gelenkpunkten des *Forskalia*stammes, sind die Zellreihen immer vollkommen scharf gesondert, also auf keinen Fall vom Entoderm abzuleiten (gegen Schaeppi).

Als Funktion der Medialzellen kann nur die Reizübertragung angenommen werden. Die Zellen bilden das Centralnervensystem der Siphonophorenkolonie (Korotneff, K. C. Schneider). Wenn auch ihre plumpe Form und der Mangel von Fortsätzen gegen diese Deutung spricht, so legt doch andererseits die ausserordentlich schnelle Uebertragung von Reizen längs des Stammes, von einem Ende meterlanger Kolonien bis zum anderen, die Annahme einer geschlossenen longitudinalen Nervenbahn nahe. Von einem direkten Zusammenhang der als Neurofibrillen zu deutenden Längsfäden der benachbarten Zellen untereinander kann allerdings nicht die Rede sein, da ein solcher sich an den breiten Zellenden durch innigen Verband bemerkbar machen müsste, während gerade, ausser bei *Forskalia*, der Strang ziemlich leicht in seine Elemente bei Maceration zerfällt. Indessen ist die Frage nach dem direkten Uebergang der Neurofibrillen aus einer Nervenzelle in eine andere noch nicht genügend erledigt (siehe im allgemeinen Teil bei Nervenzellen); zur Kontaktübertragung erscheinen aber auch die eigenartig gestalteten Medialzellen befähigt, wie aus der Verlaufsrichtung der Fibrillen hervorgeht.

Tubularia mesembryanthemum Allm.

Gonophoren.

Die Gonophoren von *Tubularia* sind rückgebildete Medusen, bei denen Radialkanäle, Ringkanal und Tentakeln nur in Rudimenten vorliegen, die dauernd festsitzen und keine umbrellare Gallerte entwickeln. Männliche und weibliche Gonophoren, die an getrennten Stöcken vorkommen, zeigen im wesentlichen den gleichen Bau. Wir betrachten zunächst die männlichen. Die Entwicklung der Gonophoren wird zum Schluss besprochen werden.

Zur Untersuchung sind sowohl Quer- als Längsschnitte (Fig. 501) nötig. An jedem Gonophor ist, wie bei Medusen, der innere Magen (Spadix) vom äusseren Schirm, die beide apikal zusammenhängen, zu unterscheiden. Beide berühren sich an reifen Individuen seitlich direkt und lassen nur an der apikalen Uebergangsstelle einen schmalen Rest der Schirmhöhle erkennen. Der Spadix bildet einen geschwellten Cylinder mit innerem Entoderm, das sich apikal direkt in die Entodermplatte des Schirms (siehe unten), sowie in das Entoderm des Gonophorenstiels. fortsetzt und oral — diese Bezeichnung

wird trotz Mangels eines Mundes am Spadix beibehalten — geschlossen endet; ferner mit äusserem Ektoderm, das oral gleichfalls geschlossen endet und apikal in das subumbrellare Schirmblatt umbiegt.

Männlicher Gonophor. Der Gonophor hat regelmässig ellipsoide Form, mit, je nach der Geschlechtsreife, geringem oder beträchtlichem Querdurchmesser. Das proximale, der Schirmöffnung entsprechende. Ende zeigt den mundlosen Magenstiel (Spadix) mehr oder weniger weit hervorragen; die Ränder der Schirmöffnung selbst sind wulstig verdickt, tragen aber keine Anhänge (siehe dagegen bei ♀). Das entgegengesetzte, apikale Ende zieht sich in den Gonophorenstiel aus, der an einem der Träger der Gonophorentrauben inseriert. Im Ektoderm des Spadix liegen die Geschlechtszellen, deren Anwesenheit die Schwellung des Spadix und des ganzen Gonophors bedingt; sie lassen einen oralen Teil frei, der als Spadixhals zu bezeichnen ist.

Der Schirm zeigt drei sehr dünne Schichten: das äussere exumbrellare und das innere subumbrellare Ektoderm, die am Schirmrand ineinander umbiegen, und eine mittlere Entodermplatte, die genetisch aus zwei Blättern hervorgeht und diese paarige Anlage auch noch am Schirmrande dokumentiert, da hier beide Blätter, bevor sie ineinander umbiegen, sich

Fig. 501. *Tubularia mesembryanthemum*, Gonophoren, vom ♂ längs, vom ♀ quer. *Ex.U* Exumbrella, *En* Entodermplatte der Umbrella, *Rg.C* Ringkanal, *S.U* Subumbrella, *Hö* Schirmhöhle, *Ho*, *Ov* Hoden und Ovarium im Ektoderm des Spadix, En_1 Entoderm desselben, *eikc* Kern eines Eies, *x* Kernreste der Wachstumszellen, *Fur* Furchungsstadium, *Act* Actinula, *Te* Tentakel derselben, *Sp* Spermien in der Schirmhöhle.

trennen und den rudimentären Ringkanal bilden. Die Platte zeigt ferner an der Ursprungsstelle 4, die Hauptradien bezeichnende, Verdickungen, die als Rudimente von Radialkanälen aufzufassen sind. Eine zarte Grenzlamelle ist überall zwischen Ektoderm und Entoderm nachweisbar.

Ektoderm. Das Ektoderm ist an der Exumbrella und Subumbrella, vor allem an letzterer, stark abgeflacht und besteht allein aus Deckzellen mit lockerer Gerüststruktur, deren fädiger Aufbau im einzelnen nicht genauer zu unterscheiden ist. Zellgrenzen sieht man deutlich; der Kern ist abgeplattet und bläschenförmig. Gegen den Stiel hin nimmt die Epithelhöhe etwas zu. Muskelfasern sind weder an der Umbrella noch an der Subumbrella vorhanden. Am Spadix ist das Epithel überall höher, besonders in der Genitalregion, wo zwischen den Deckzellen die Samenzellen massenhaft eingelagert sind. Die Deckzellen erreichen hier beträchtliche Länge und gleichen schlanken Säulchen, die distal kegelförmig verbreitert enden und hier den Kern umschliessen. Longitudinale Muskelfasern sind vorhanden und bedingen Verkürzung und Verlängerung des Spadix.

Aussehen und Anordnung der Samenzellen ist wie bei *Hydra*. Basal im Epithel liegen die Ursamen, über diesen die Mutter- und Tochtersamen, dann folgen die unreifen Samen und zu oberst die reifen Samen, deren Schwänze nach aussen gewendet sind. Nicht immer findet man alle Stadien; es fehlen häufig die Tochtersamen, deren Bildung eine rasch vorübergehende ist, und in unreifen Gonophoren auch die Spermien. Der Beschaffenheit nach gleichen die Samenzellen denen der *Hydra*, so dass auf diese verwiesen werden kann.

Entoderm. Das Entoderm besteht aus vakuoligen Nährzellen, die im Spadix cylindrisch, in der Entodermplatte des Schirms stark abgeflacht sind. Die bläschenförmigen Kerne liegen in den Spadixzellen entweder distal in einer Kappe dichten Sarcs, das Körner von verschiedener Grösse enthält, oder basalwärts verschoben, wenn die Zellen mit Nährsubstanzen angefüllt sind, wie es häufig zur Beobachtung kommt. Feine cirkuläre Muskelfasern scheinen vorhanden zu sein. Die Entodermplatte zeigt nur wenige vereinzelte Kerne, die zu ganz flachen Zellen gehören, welche sich zwischen beiden Grenzlamellen in anscheinend einfacher Schicht ausbreiten. In Wirklichkeit dürfte die Platte zweischichtig sein, wie es ja auch an dem, eines Lumens indessen oft entbehrenden, Ringkanal leicht nachweisbar der Fall ist. In den 4 kurzen Rudimenten der Radialkanäle, die vom Spadixentoderm, ohne Beziehung zu dessen Lumen, entspringen und schon nach kurzem Verlaufe verstreichen, ist die Zweischichtigkeit ebenfalls ganz verwischt, aber bei der Gonophorbildung nachweisbar.

Stützlamelle. Diese ist überall dünn und, wie es scheint, strukturlos. Ueber Durchbohrungen der Lamelle siehe bei Entwicklung.

Weiblicher Gonophor. Die weiblichen Gonophoren unterscheiden sich von den männlichen nur durch den Besitz von vier Tentakelrudimenten, die als kurze Stummel dem Schirmrande aufsitzen und deren Entoderm mit dem Ringkanalrudiment zusammenhängt. Ferner ist ihre Form eine plumpere und oft weniger regelmässig, was durch die Verwendung der Schirmhöhle als Brutraum bedingt ist. Die Eizellen liegen zunächst, wie die Samenzellen, im Spadixektoderm, verlassen dieses aber beim Heranwachsen und kommen

dann in die Schirmhöhle zu liegen, deren Lumen sie sich übrigens erst selbst schaffen, indem sie das Subumbrellarektoderm vom Spadixektoderm abdrängen. Sie werden in der Höhle befruchtet und entwickeln sich hier zu den Larven (Actinulae), welche nach aussen auswandern. Da die Entwicklung der Genitalzellen durch eine Sonderung derselben in Eizellen und Wachstumszellen kompliziert wird und diese Sonderung bereits während der Entwicklung des Gonophors eintritt, so empfiehlt es sich zunächst letztere zu berücksichtigen, da sie ferner auch über den Ursprung der Genitalzellen Aufschluss giebt.

Entwicklung der Gonophoren (Fig. 502). Speziell wird die Entwicklung der weiblichen Gonophoren betrachtet, mit der die Entwicklung der männlichen im wesentlichen völlig übereinstimmt. Ein Gonophor entsteht am Gonophorenträger als seitlicher kurzer Spross desselben, der zunächst ganz denselben Bau wie der Träger aufweist und distal geschlossen und abgerundet endet. Die erste Veränderung ruft eine gegen innen gewendete Ektodermverdickung an der Mitte des abgerundeten Sprossenendes hervor, die Anlage des Glockenkerns. Sie hat die Form eines Trapezes, dessen schmale Fläche ans Ektoderm, dessen breite Fläche ans Entoderm stösst; die seitlichen schrägen Flächen berühren entweder Ektoderm oder Entoderm. Denn während der Glockenkern, der übrigens seine Beziehungen zum Mutterepithel sehr rasch löst und nun von diesem durch eine scharfe Linie getrennt ist, sich einsenkt, wächst zugleich an seinen Seiten das Entoderm in vier Zapfen vorwärts, die proximal ein spaltförmiges Lumen aufweisen, also schlauchförmige Ausstülpungen des Cölenterons darstellen. Sie sind den Radialkanälen der Medusen zu vergleichen und gleich diesen in

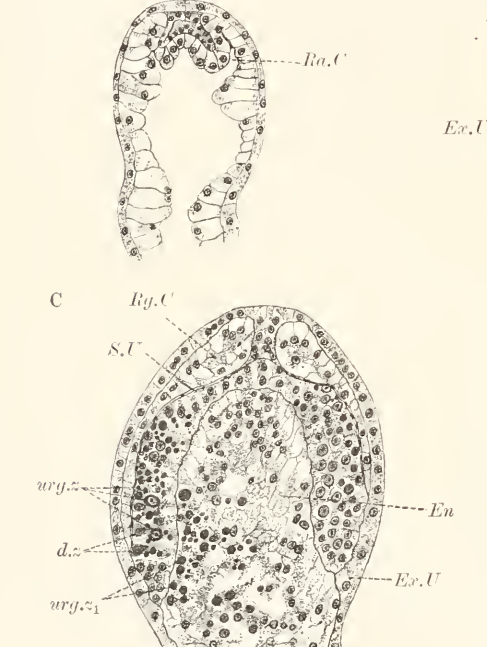


Fig. 502. *Tubularia mesembryanthemum*, Gonophorentwicklung, A beginnende Einstülpung des Glockenkerns (x), B etwas älter, C Stadium der Einwanderung der Urgenitalzellen. *Ex.U* Exumbrella, *S.U* Subumbrella, *Ec* Ektoderm, *En* Entoderm des Spadix, *d.z* Deckzellen, *urg.z* Urgenitalzellen im Ektoderm, $urg.z_1$ im Entoderm des Spadix, *Rg.C* Ringkanal, *Ra.C* Radialkanal.

regelmässigen Abständen gestellt. Ferner wächst auch mitten unter der Basis des Glockenkerns das Entoderm zu einem hohlen Zapfen (Anlage des Spadix) aus, der sich in den Glockenkern einsenkt.

Der Glockenkern entsteht zwar als solider Zapfen, doch ordnen sich an ihm die Zellen rasch, unter gleichzeitiger Vorwucherung des Spadixentoderms, zu zwei Blättern, die dicht aneinander liegen. Das innere Blatt hat gleichmässige Dicke (Spadixektoderm), das äussere (subumbrellares Ektoderm) plattet sich längs der Radialkanäle zeitig stark ab. Auch die übrigen Regionen zeigen die Kerne immer nur einschichtig geordnet, während im Spadixektoderm rasch mehrere Schichten wahrzunehmen sind. Die Grenzfläche beider Blätter entspricht der Schirmhöhle; die Umschlagsstelle liegt an der Spadixbasis.

Beim weiteren Wachstum des Gonophors entsteht zwischen den Radialkanalanlagen eine dünne Verbindung, welche den ganzen Glockenkern umgreift und die Entodermplatte, sowie das Ringkanalrudiment, liefert. Das spaltförmige Lumen im Ursprungsteil jedes Radialkanals verschwindet, wobei die Zellen beider Entodermblätter in direkte Berührung treten und sich zwischeneinander einkeilen. Der Spadix entwickelt sich mächtiger und bricht schliesslich nach aussen durch, indem zugleich das subumbrellare Ektoderm an der Ursprungsstelle des Glockenkerns wieder mit dem äusseren, umbrellaren Ektoderm sich verbindet und in der Mitte eine Oeffnung auftritt, die als Schirmöffnung zu bezeichnen ist. Neben der Oeffnung entstehen am Schirmrand die Tentakelrudimente (♀).

Die vom Glockenkern abstammenden Ektodermzellen des Spadix liefern nur die Deckzellen dieses Epithels. Die Genitalzellen, die überhaupt nicht dem Gonophor entstammen, wandern auf verschiedenem Wege in dasselbe ein. Sie kommen vom Gonophorenträger, der an seiner Ursprungsstelle am Polypen reichlich im Ektoderm mit Bildungszellen versehen ist, aus denen auch in grosser Menge Nesselzellen hervorgehen. Die Bildungszellen sind, wie bei *Hydra*, zugleich Urgenitalzellen. Sie wandern unter amöboider Formveränderung zum Gonophor, indem sie vorwiegend ins Entoderm, durch die Stützlamelle hindurch (Fig. 503), eindringen und in diesem zum Spadix aufsteigen, wo sie wieder durch die Lamelle hindurch ins Ektoderm gelangen. Die Invasion beginnt schon sehr zeitig, so dass das Spadixektoderm rasch den Charakter eines vielschichtigen Epithels annimmt. In Wirklichkeit bleibt es dauernd einschichtig, da die Deckzellen allein in einer Schicht vorkommen; nur die Genitalzellen ordnen sich mehrfach übereinander an. Die Einwanderung dauert, wenigstens bei den weiblichen Gonophoren, lange Zeit an, wird allmälig immer spärlicher, bis sie versiecht; doch sind einzelne Wanderzellen auch an reifen Gonophoren gelegentlich nachzuweisen. Nur wenige Urgenitalzellen wandern im Ektoderm, um dann durch die Entodermplatte, das subumbrellare Ektoderm und sogar durch die, allerdings nur ideell vorhandene, Schirmhöhle hindurch, ins Spadixektoderm einzudringen. Es gelangen auch Zellen, die im Ento-

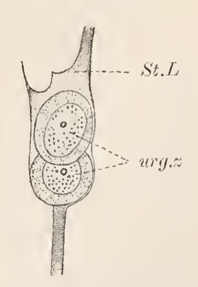


Fig. 503. *Tubularia mesembryanthemum*, wandernde Urgenitalzellen (*urg.z*), die Stützlamelle (*St.L*) beim Eindringen ins Entoderm passierend. Nach BRAUER.

derm wandern, in die Entodermplatte und dringen von dieser aus ein.

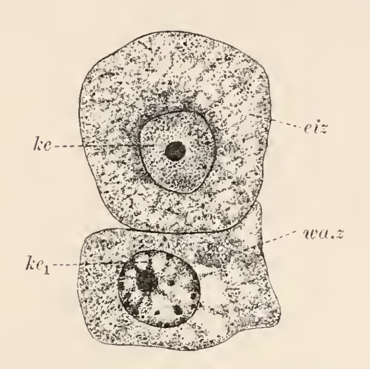
Die wandernden Urgenitalzellen sind leicht an ihrer meist unregelmässigen Form und am dichten, leicht mit Hämatoxylin färbbaren, Sarc zu erkennen. Sie fallen im hellen Entoderm und zunächst auch im Spadixektoderm als dunkle Flecken auf, die in letzterem sich jedoch nach und nach aufhellen, indem das Gerüst durch reichliche Entwicklung hyaliner Zwischensubstanz sich lockert und vakuolär wird. Zugleich nehmen die Zellen rasch an Grösse zu und gewinnen regelmässige polygonale Umrisse. Die besondere Färbbarkeit der Wanderzellen macht den Nachweis leicht, dass die Genitalzellen nicht dem Entoderm, obgleich sie zeitweis in Menge darin liegen, entstammen; ruhende Bildungszellen von der bei *Hydra* geschilderten Beschaffenheit kommen nur im Ektoderm an der Basis der Gonophorenträger und am Polypen vor. Uebrigens lässt sich, wie schon bemerkt, die Durchbrechung der Grenzlamelle nachweisen (Brauer).

Die Fortsätze sind bei aller Unregelmässigkeit gewöhnlich rundlich begrenzt, und echt lappig geformt. Sie ziehen sich oft stark in die Länge, teilen sich und sind zwischen den benachbarten ruhenden Zellen selten im ganzen Verlaufe zu verfolgen. Häufig sieht man deshalb nur feine Anschnitte, die bei Heben und Senken des Tubus in die Tiefe laufen. Bei Durchbrechung der Stützlamelle ist diese lokal verdickt, so dass die Zellen oft in toto in sie eingebettet erscheinen. Der Kern ist im dunkel gefärbten Sarc nicht immer zu unterscheiden. Er enthält einen deutlichen Nucleolus, ist im übrigen arm an Nucleom, das sich hauptsächlich an der Membran verteilt. Nach Abschluss der Wanderung nehmen die Kerne rasch an Grösse zu, wobei der grosse Nucleolus im hellen Kernraume scharf hervortritt. Das Mitom bildet eine dünne färbbare Rinde und lockere Stränge, die am Nucleolus anhaften.

Die eingewanderten Urgenitalzellen erscheinen nach Annahme der Ruheform zunächst in Hinsicht auf das Sarc alle gleichartig, nur durch Grösse, entsprechend der verschiedenen Einwanderungszeit, verschieden (Fig. 504). An den Kernen machen sich aber Differenzen sofort bemerkbar, welche die an Menge weit überwiegenden Wachstumszellen (Auxocyten) von den in geringer Zahl vorhandenen Eizellen unterscheiden lassen. Der Eizellkern ist charakterisiert durch kurz ellipsoide, nicht völlig kreisrunde, Form; ferner durch das Verschwinden des Mitoms, das zunächst auf einige derbe Stränge beschränkt erscheint und sich dabei verfärbt, einen bei Hämatoxylintinktion bräunlichen Ton annimmt, während zugleich eine dichte Granulation auftritt, die sich mit Orange hellgelb färbt und nach und nach derart den Kern erfüllt, dass vom Gerüst gar nichts, vom Nucleom nur wenige Körner und auch diese nicht in typischer Färbung zu unterscheiden sind. Nicht selten ist der Kern einseitig tief eingebuchtet. Der vollkommen sphärische, blau sich färbende, Nucleolus (kombinierte Hämatoxylin-Säurefuchsin-Orangefärbung) ist meist durchaus homogen und liegt der Kernmembran dicht an. Dagegen zeigen die Kerne der Wachstumszellen bei kugelrunder Form die oben beschriebene Beschaffenheit; im Nucleolus, der durch angelagertes Nucleom und herantretende Gerüststränge meist unregelmässig begrenzt erscheint, treten Vakuolen auf, entweder eine grössere oder mehrere sehr kleine, die intensiven Glanz besitzen. In den Nucleolen der Eizellkerne treten Vakuolen nur selten hervor. Die

Kerne der Wachstumszellen übertreffen übrigens die der Eizellen zunächst ein wenig an Grösse.

Die Weiterentwicklung der Gonade besteht in mächtiger Vergrösserung der Eizellen, welche mit den anstossenden Auxocyten ver-



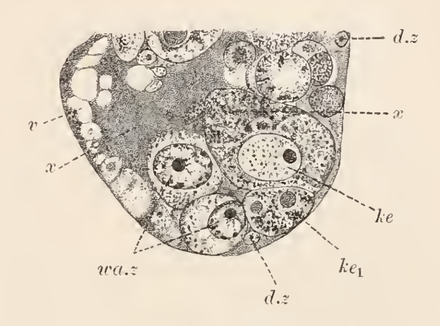




Fig. 504. *Tubularia mesembryanthemum*, Wachstum der Eizellen (*eiz*). *ke* Kern der Eizellen mit feiner Granulation, ke_1 Kern der Wachstumszellen (*wa.z*) mit Mitom, ke_2 degenerierende Kerne gefressener Wachstumszellen, in einer ausgewachsenen Eizelle gelegen, deren Gerüst regelmässig vacuolär (v_1) ausgebildet ist, eiz_1 Eizelle in Verschmelzung mit Wachstumszellen begriffen, *l* Lymphansammlungen, *x* Zerfallsgerinnsel, *d.z* Deckzellen des Spadix. *v* Vakuolen.

schmelzen. Charakteristisch für die wachsende Eizelle ist die weitgehende Auflockerung des Sarcs. Man sieht in diesem grosse unregelmässig begrenzte helle Räume und verstreute sphärische Sarctrümmer, die den angegliederten Wachstumszellen entstammen; in diesen macht sich bereits, wenn sie noch selbständig sind, ein körniger Sarczerfall geltend. Gelegentlich erscheinen grössere Räume von einem feinen Gerinnsel erfüllt, das nur als Zerfallsprodukt gedeutet werden kann; an anderen Stellen liegen gleichmässig grosse Körner dicht gehäuft, ohne Spuren eines sie zusammenhaltenden Gerüsts. Dass diese äusserst lockere Sarcbeschaffenheit nicht etwa auf Reagentieneinfluss zurückzuführen ist, ergiebt sich daraus, dass in den fertig ausgebildeten, frei in der Schirmhöhle liegenden, Eiern der gleichen Schnitte eine regelmässige vakuolige Struktur, die auf maschiger Gerüstanordnung beruht, hervortritt. Wir müssen also annehmen, dass unter dem Einfluss der Eikerne ein körniger Zerfall des Auxocytensarcs sich vollzieht und dass dieser körnige Detritus beim Wachstum des Eisarcs Verwendung findet. Vielleicht hat man sich das so vorzustellen, dass das zerfallende Auxocytensarc vom Gerüst des Eizellsarcs durchwachsen wird (siehe näheres bei *Synapta* (Echinodermen)). Mit Sicherheit auszuschliessen ist eine direkte Angliederung des Auxocytengerüsts an das der Eizellen.

Die Auxocytenkerne liegen in dem entstehenden Detritus frei

verteilt, gewöhnlich von hellen Räumen umgeben. Später findet man sie in Vakuolen des Eisarcs eingeschlossen. Sie können sich mehrfach auf amitotischem Wege teilen und degenerieren nach und nach zu kompakten Kugeln mit einer dicken färbbaren Rinde und einer hellen Zone im Umkreis des nun wieder homogen erscheinenden Nucleolus, die zuletzt aber schwindet. Man findet die intensiv färbbaren Kugeln (sog. Pseudozellen) noch im Entoderm der Actinulae, wo sie sich allmählich entfärben und körnig zerfallen.

Die jungen Eizellen wachsen nach und nach zu beträchtlicher Grösse heran; bei Abschluss des Wachstums grenzt sich die Eizelle deutlich von den übrig gebliebenen Auxocyten und von den anderen Eizellen ab. Völlig gleichaltrige Elemente trifft man in einem Gonophor wohl nur selten an. Die ausgewachsene Zelle hat kuglige oder abgeplattete Form, wie sie sich aus den Raumverhältnissen im Gonophor ergiebt. Das Sarc ist peripher meist dichter als central, wo noch unregelmässige Lücken vorkommen. Es nimmt mehr und mehr eine gleichmässig vakuoläre Struktur an, wobei in die Vakuolen, die von Gerüst und feinen Granulationen eingesäumt werden, grössere körnige Ballen von Nährsubstanzen zu liegen kommen. Im Nucleolus treten jetzt Vakuolen gewöhnlich deutlich hervor; zugleich verschwindet nach und nach die Granulation im Kern und ein typisches Mitom tritt wieder auf. Die kompakten Nucleomkugeln, die sich von den Auxocytenkernen ableiten, verteilen sich im centralen Sarc. Die Eizellen dieses Stadiums sind als Muttereier, die des früheren Stadiums als Ureier, zu bezeichnen.

Die Muttereier durchbrechen die dünne Decke, welche über ihnen von den nur schwierig unterscheidbaren Enden der Deckzellen gebildet wird, und kommen frei in die Schirmhöhle zu liegen, wobei das Spadixepithel zu einer sehr dünnen Schicht zusammenschrumpft. Die Durchbrechung erfolgt lokal und das Eizellsarc quillt wie ein Pfropf hervor. Dabei dringen sogleich ein oder mehrere Spermien, von denen in der Schirmhöhle eine beträchtliche Menge anwesend sind, ein und rufen Strahlungen im Sarc hervor. Gewöhnlich scheinen mehrere Strahlungen vorzukommen, aber nur in einer entwickelt sich der erst kompakte schmal kegelförmige Spermakern weiter zum männlichen Vorkern. Bei der Befruchtung hebt sich eine dünne, aber deutliche, Dotterhaut vom äusseren dichten Sarc ab. Etwa zur gleichen Zeit werden die Richtungszellen gebildet.

Diese Vorgänge sind im einzelnen noch ungenügend bekannt, es wird daher von einer näheren Beschreibung Abstand genommen. An die Befruchtung schliesst sich die Furchung, die zur Ausbildung einer Blastula mit kleiner Furchungshöhle führt. Die Entodermbildung erfolgt durch Querteilung der Blastulazellen, deren innere Hälften zu den Entodermzellen werden. Nach und nach grenzen sich beide Keimblätter scharf durch eine Stützlamelle von einander ab, während das Ektoderm zugleich durch Querteilung der Zellen mehrschichtig wird (interstitielle Lage, Brauer). Aus der äusseren Zellschicht gehen die Deckmuskelzellen hervor, welche später bis zur Stützlamelle vorwachsen und Muskelfasern bilden; die interstitielle Lage enthält die Bildungszellen, aus denen die Nesselzellen und Nervenzellen hervorgehen. Im Entoderm nehmen die Zellen vakuoligen Charakter an. Man sieht in ihnen noch einzelne dunkel gefärbte Kugeln, die Rudimente der Auxocytenkerne. Die junge Larve entwickelt einen Kranz von Tentakeln und wird

dadurch zur *Actinula*, die aus dem Gonophor auswandert, sich mit ihrem apikalen Pole festsetzt und zur *Tubularia* auswächst. Der vorhandene Tentakelkranz ist der aborale; man erkennt an den Tentakeln und am Rüssel bereits, während die Actinula noch im Gonophor liegt, eine Menge junger Nesselzellen.

XVII. Cnidaria. B. Anthozoa.

Anemonia sulcata Penn.

Uebersicht.

Zur Besprechung kommen Querschnitte durch die Tentakeln und einzelne Septen, sowie Längsschnitte durch eine Körperhälfte. Wir unterscheiden an einer *Anemonia* den cylindrischen Körper und in der Umgebung des oralen Körperendes die zu einem Kranze angeordneten Tentakeln. Die Körperwand gliedert sich (Fig. 505) in die Mundscheibe, die den Mund umgiebt und peripher die Tentakeln trägt; in die Fussscheibe, welche den apikalen Pol einnimmt, und in das Mauerblatt, welches zwischen beiden gelegen ist. Alle drei Abschnitte, mitsamt den Tentakeln, bilden das Ektosoma.

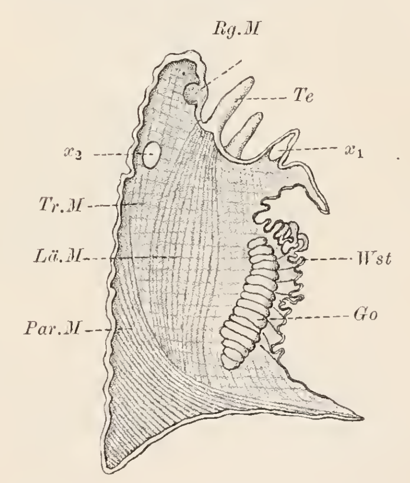


Fig. 505. *Tealia crassicornis*, Septum, nach O. und R. Hertwig. *Te* Tentakel, *Go* Gonade, *Wst* Mesenterialwulst, *Rg.*, *Lä.*, *Tr.*, *Par.M* Ring-, Längs-, Transversal-, Parietalmuskel, x_1 und x_2 Oeffnungen (Stomen) der Septen.

Im Innern des Körpers treffen wir oral den Schlund (Fig. 506), der eine ektodermale Einstülpung, ein Stomodäum, vorstellt und als weites, seitlich abgeplattetes, Rohr tief in den inneren Hohlraum, das Cölenteron, hineinhängt; ferner die Septen, welche in radialer Stellung oralwärts Ektosoma und Schlund verbinden, apikalwärts frei ins Innere vorragen. Sie gliedern das Cölenteron in einen centralen Bereich und in die radial zu diesem gestellten Taschen. Ersterer wird begrenzt durch die verdickten Septalkanten, die sich gekröseartig in viele enge Windungen legen (Septal- oder Mesenterialwülste), während der übrige Septenbereich, der die Taschen seitlich begrenzt, glatt bleibt. Die Wülste gehen oralwärts direkt in das ektodermale Schlundepithel über; sie sind morphologisch insgesamt mit dem Schlund als Entosoma aufzufassen, während die Taschen den Cölomsäcken der höheren Metazoen entsprechen. Physiologisch dagegen ist das Epithel der Taschen ebenso ein verdauendes wie das des Entosoma, wenngleich die Septalwülste in aller erster Linie als Verdauungsorgane sich darstellen (siehe unten).

Die Ausbildung der Septen ist eine verschiedenartige. Wir unterscheiden Hauptsepten, welche oralwärts den Schlund erreichen und deren Wulstepithel vom freien Septenrand aus direkt in das

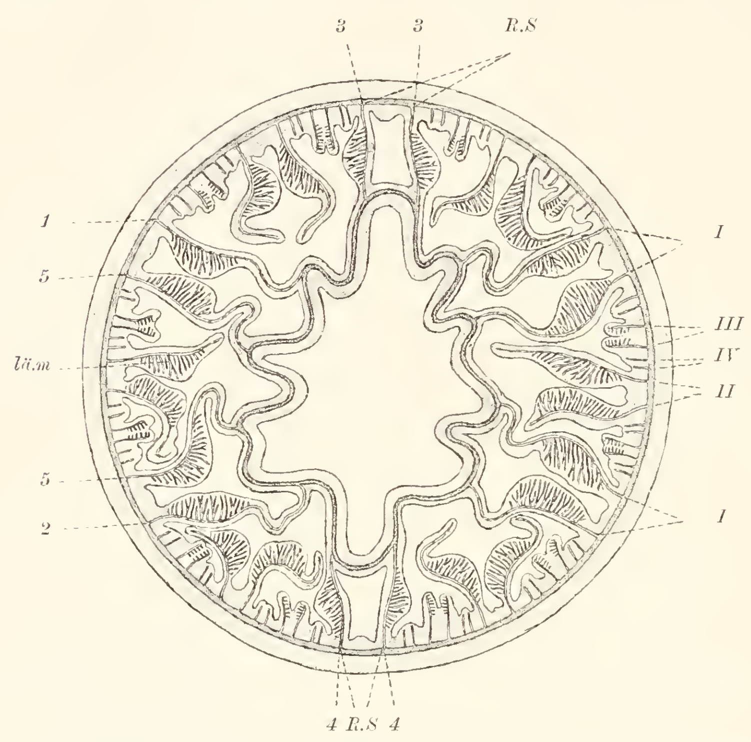


Fig. 506. *Adamsia diaphana*, Querschnitt in Schlundhöhe, nach O. und R. Hertwig. *lä.m* Muskelfahne, *R.S* Richtungssepten, *1—5* Hauptsepten, ihrer zeitlichen Entstehung nach nummeriert, *I—IV* seitliche Haupt- und Nebenseptenpaare, gleichfalls der Entstehungszeit entsprechend nummeriert.

Schlundepithel übergeht, und Nebensepten, die weniger weit vom Ektosoma vorspringen und deren Wulst von der Mundscheibe her an der entodermalen Schlundseite herabsteigen muss, um die ektodermale zu erreichen. Die Hauptsepten sind die ältesten und nur in der Zwölfzahl vorhanden; sie ordnen sich in sechs Gruppen von je zwei an, welche in regelmässigen Abständen verteilt sind. Die Nebensepten sind gleichfalls paarweise gestellt und verteilen sich auch, entsprechend ihrem Alter, regelmässig, derart dass immer neue Paare sich zwischen sämtliche bereits vorhandene einfügen. Je jünger ein Nebenseptenpaar, um so zahlreicher sind daher gleichaltrige vorhanden.

Jedes Septum zeigt sowohl in longitudinaler wie in transversaler Richtung verschiedenartige Ausbildung. Unter transversaler Richtung wird hier die Orientierung in Hinsicht auf das ganze Tier verstanden. Allen Septen gemeinsam ist lokal eine mächtige Entwicklung von Längsmuskelfasern, die einseitig, etwa in mittlerer Septenbreite, ein vorspringendes Band bilden (Muskelfahne). Aus der Anordnung der Muskelfahnen ergiebt sich ein zweistrahlig radial symmetrischer Bau des Soma. Zwei opponiert gestellte Hauptseptenpaare zeigen die

Muskelfahnen gegen aussen gewendet; an allen übrigen Septenpaaren wenden sich Muskelfahnen einander zu. Man bezeichnet die Septen der ersteren Paare als Richtungssepten und die von ihnen umschlossenen Taschen als Richtungstaschen. Die Taschen, welche von den übrigen Septenpaaren eingeschlossen werden, heissen Binnentaschen; die, welche zwischen den einzelnen Septenpaaren liegen, Zwischentaschen. Nur in den Zwischentaschen treten neue Septenpaare auf; die Binnen- und Richtungstaschen bleiben von ihnen frei. Auf Grund dieser Anordnung lassen sich durch das Soma zwei unter rechtem Winkel sich schneidende Längsebenen legen, von denen die eine durch beide Richtungstaschen geht, während die andere jederseits zwischen den beiden übrigen Paaren von Hauptsepten hindurchschneidet. Die erstere trifft auch den grössten Durchmesser des seitlich abgeplatteten Schlundes. Man nennt sie die sagittale Ebene, die andere die laterale Ebene. Je zwei einander gegenüberliegende Viertel des Soma sind einander völlig gleich, je zwei aneinander stossende Viertel nur spiegelbildlich gleich.

Es sei erwähnt, dass bei den Jugendstadien vieler Formen (*Cereactis aurantiaca*, *Actinia mesembryanthemum* (*equina*), *Sagartia bellis*, *Bunodes gemmacea*) ein einstrahlig radial symmetrischer Bau vorliegt, indem zuerst ausser den vier Richtungssepten nur jederseits zwei weitere Hauptsepten vorhanden sind, deren Fahnen gegen das eine, als vorderes zu bezeichnende, Richtungsseptenpaar hingewendet sind. Der Körper wird auf diesem Stadium nur durch eine und zwar durch die sagittale Hauptebene in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt (*Edwardsia*stadium). Durch Entwicklung der noch fehlenden vier Hauptsepten ergiebt sich erst sekundär der biradiale Bau (Hexactinienstadium); von nun an treten alle Septen paarweis auf. — Anders ist es z. B. bei *Adamsia diaphana*, wo auch bei Anwesenheit von nur acht Hauptsepten bereits ein biradialer Bau vorliegt (O. und R. Hertwig).

An den älteren Septen (Fig. 507) ist ausser der Muskelfahne noch ein verdickter Streifen nachweisbar, der durch Einlagerung der sich entwickelnden Genitalzellen in die Stützlamelle zu Stande kommt (Gonade). Er folgt dicht auf die Muskelfahne gegen einwärts hin, dehnt sich aber nicht wie die Muskelfahne über die ganze Länge des Septums aus, sondern beschränkt sich auf eine mässig lange Strecke, die bei den Hauptsepten unterhalb des Schlundes (Gonadenregion) liegt.

Weiterhin zu erwähnen ist eine verschiedenartige Ausbildung der Septalwülste, wenigstens soweit die älteren Septen in Betracht kommen. Im apikalen Bereiche, sowie in der Gonadenregion, ist der Wulst (Fig. 508) eine einfache Epithelverdickung, die durch drüsige Beschaffenheit ausgezeichnet ist (Drüsenstreifen). Angrenzend erscheint das Epithel der Septenfläche jederseits wulstartig verdickt (Grenzstreifen), doch sind diese Streifenpaare nicht zum Wulst zuzurechnen und verstreichen gegen das orale Ende der Gonadenregion. Hier beginnt, scharf begrenzt, ein komplizierterer Bau des Wulstes, der bis zum Schlund hin andauert. Der Wulst entwickelt, dicht neben den hier undeutlichen Grenzstreifen, seitliche Flügel und springt selbst, als Mittelflügel, beträchtlicher vor. Das freie Ende des Mittelflügels trägt die Fortsetzung des Drüsenstreifens, der gegen den Schlund hin mehr und mehr verstreicht. Zu beiden Seiten schliessen sich hohe Epithelstreifen an mit massenhaft eingelagerten

Zooxanthellen (Zooxanthellenstreifen); in den Winkeln des Mittelflügels zu den Seitenflügeln folgen die breiten, aber niedrigen, Bildungsstreifen, an denen die Urgenitalzellen aus dem Epithel

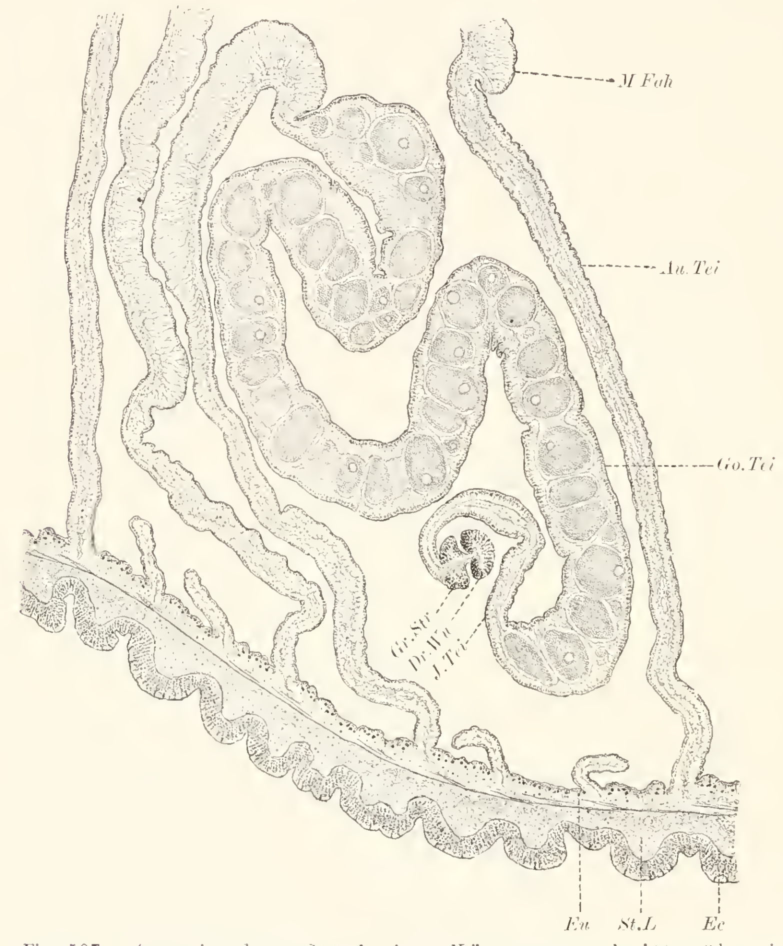


Fig. 507. *Anemonia sulcata*, Stück eines Körperquerschnitts, übersichtliche Darstellung eines Septums. *Ec*, *St.L*, *En* Ektoderm, Stützlamelle, Entoderm des Mauerblattes (Ektosoma), *Au.Tei* Aussenteil, *M.Fah* Muskelfahne. *Go.Tei* Gonadenteil, *J.Tei* Innenteil, *Gr.Str* Grenzstreifen, *Dr.Wu* Drüsenwulst (Mesenterialwulst).

auswandern und Bildungszellen in Menge entstehen. Den flachen Enden der seitlichen Flügel sitzen breit die Flimmerstreifen auf und zwischen diese und die Septalflächen schieben sich die vakuolären Streifen, erstere durch dichte Anordnung der Kerne, letztere durch blasige Beschaffenheit des Sarcs scharf hervortretend.

Nach der charakteristischen Anwesenheit der Flimmerstreifen kann man den zwischen Gonadenregion und Schlund gelegenen Teil des Wulstes als Flimmerwulst von dem übrigen Teil als Drüsenwulst unterscheiden.

Unmittelbar am Munde sind die Septen durch runde Oeffnungen durchbrochen, die als Septalstomen bezeichnet werden.

Geweblich zeigen die einzelnen Teile des Soma folgende Verhältnisse. Am Ektosoma liegt aussen das Ektoderm, innen das Entoderm und zwischen beiden, als bindegewebige Bildung, die Stützlamelle. Am Schlund sind alle drei Schichten fortgesetzt, nur liegt hier das Ektoderm innen, das Entoderm aussen. Die Septen zeigen die mittlere Stützlamelle von zwei Entodermlagen überkleidet, welche am Ektosoma in dessen Entoderm umbiegen, am Entosoma durch die ektodermalen Drüsen- und Flimmerstreifen getrennt werden.

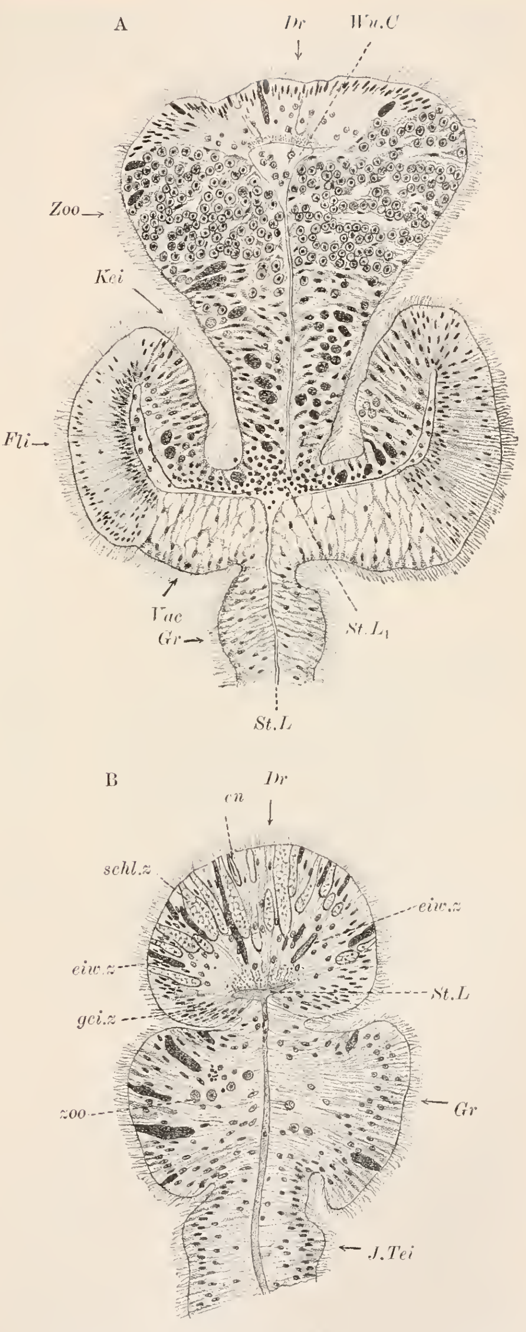


Fig. 508. *Anemonia sulcata,* Mesenterialwulst, A Flimmerwulst, B Drüsenwulst. *Dr* Drüsenstreifen, *Zoo* Zooxanthellenstreifen, *Kei* Keimstreifen, *Fli* Flimmerstreifen, *Vac* Vakuolenstreifen, *Gr* Grenzstreifen, *J.Tei* Innenteil des Septums, *St.L* Stützlamelle, $St.L_1$ Verbreiterung derselben, *Wu.C* Wulstkanal in derselben, *gei.z* Geisselzellen, *cn* Cnide, *eiw.z* Eiweisszellen, *schl.z* Schleimzelle, *zoo* Zooxanthellen.

Ektoderm.

Das Ektoderm (Fig. 509) setzt sich aus Zellen in echtepithelialer, in tekti- und basiepithelialer Lage zusammen. Erstere sind allein die Deckzellen, die am Ektosoma einen Wimperbüschel tragen. Die den Deckzellen entsprechenden Elemente des Schlundes besitzen eine Geissel und sollen hier indifferent als Geisselzellen bezeichnet werden. In basiepithelialer Lage finden sich Muskelzellen mit longitudinal verlaufenden Muskelfasern, Nervenzellen, Bildungszellen und jugendliche Nesselzellen. Die Muskelfasern liegen unmittelbar der Stützlamelle an (Muskelschicht); man gewahrt dicht über den Fasern vereinzelt die zu-

gehörigen Kerne. In einiger Entfernung darüber, zwischen den basalen Abschnitten der Deckzellen, befindet sich eine ansehnliche Nervenfaserlage, der die Nervenzellen anliegen. Am Mauerblatt und an der Fussscheibe fehlt die Muskelschicht vollständig; Ersatz für sie bildet hier die entodermale Längsmuskulatur an den Septen. Das Epithel des Mauerblattes und der Fussscheibe ist daher, nach den im allgemeinen Teil entwickelten Gesichtspunkten, richtiger als Epiderm zu bezeichnen. — Eine Muskelschicht fehlt auch am Epithel des Schlundes, das demnach als Stomoderm zu bezeichnen ist.

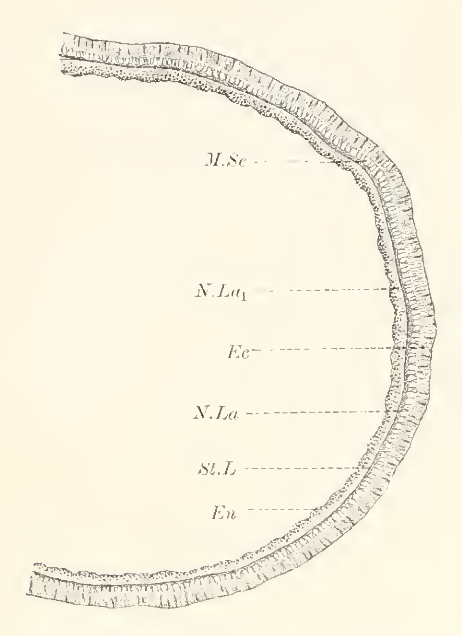


Fig. 509. *Anemonia sulcata*, halber Tentakelquerschnitt *Ec* Ektoderm, *N.La* Nervenlage desselben, *St.L* Stützlamelle, *M.Se* Muskelsepten derselben, *En* Entoderm, $N.La_1$ Nervenlage desselben.

In tektiepithelialer Lage befinden sich Sinneszellen, Schleimzellen, Eiweisszellen und Nesselzellen. Die nervösen Fortsätze der ersteren, sowie der Nesselzellen, senken sich in die Nervenlage ein, die sich über das ganze Tier ausbreitet und vielleicht nur an den Flimmerstreifen fehlt. Beide Drüsenzellarten enden über ihr, gehören also nur dem distalen Epithelbereiche an.

Deckzellen. Die Deckzellen (Fig. 510) sind lange überaus schlanke Elemente mit leicht kegelförmig verbreitertem distalem Ende, das einen Wimperschopf trägt. Am längsten sind sie an der Fussscheibe, am kürzesten an den Tentakeln. Besonders dünn ist immer der basale Teil, welcher die Nervenlage durchsetzt und an die Stützlamelle herantritt; an dieser endet er mit wenig ausgeprägtem kegelförmigem Fusse. Im distalen Sarc sind zarte Fäden mit der Eisenhämatoxylinfärbung nachweisbar, die longitudinal verlaufen und sich unterhalb des Endkegels zu einer feinen Stützfibrille vereinigen. Diese Stützfibrille tritt bei gelungener Schwärzung scharf hervor und ist an Durchschnitten hakig umgebogen, wie für derartige Fibrillen charakteristisch ist. Sie zeigt nur einen dünnen Ueberzug von hellem Sarc, das arm an körnigen Einlagerungen ist und wahrscheinlich auch freie longitudinale Fäden enthält; basal ist ein Ueberzug nicht sicher zu unterscheiden.

Die Wimpern dürften direkte Fortsetzungen der Fäden sein, doch ist der Nachweis nicht sicher zu führen. Sie sind im allgemeinen kurz; an ihrer Basis liegen Basalkörner, die insgesamt meist als dunkle Limitans der Zelle erscheinen. In Umgebung der Limitans finden sich Schlussleisten, die an günstigen Präparaten deutlich hervortreten. Eine Cuticularschicht ist nirgends ausgebildet.

Die kleinen, schmalen Kerne liegen in verschiedener, meist mittlerer, Höhe. Sie sind mässig reich an Nucleom; ein kleiner Nucleolus

ist gewöhnlich leicht zu unterscheiden. Sie haften der Stützfibrille an, sind aber immer von einer zarten Sarcschicht eingehüllt.

Geisselzellen. Am Schlund zeigt das Ektoderm einen abweichenden Charakter. Statt der wimpernden Deckzellen sind Geisselzellen (Fig. 511 C) vorhanden, die, wie es scheint, unvermittelt an die Wimperzellen anschliessen. Sie erweitern sich nicht wie diese distal, zeigen vielmehr in allen Höhen sehr schlanke, basal faserartige, Form. Man unterscheidet eine zarte Membran und im Innern eine Stützfibrille, die direkt in die Geissel ausläuft. Die Geissel zeigt basal ein kurzes Fussstück, das mit leichter Anschwellung (Bulbus) endet; ein Basalkorn ist nicht nachweisbar. Die eigentliche Geissel erscheint etwas zarter als das Fussstück und schwärzt sich minder intensiv mit Eisenhämatoxylin. Stützfibrille und Membran sieht man sehr gut auf Zellquerschnitten. Die Membran trägt an ihrem freien Ende deutliche Schlussleisten, welche die Zellkonturen scharf markieren; eine fädige Struktur ist nicht sicher festzustellen (siehe jedoch bei Asteroiden). Im Innenraum liegen vereinzelt schwärzbare Körner fraglicher Bedeutung. Der längliche Kern liegt in verschiedener Höhe und zeigt einen deutlichen Nucleolus.

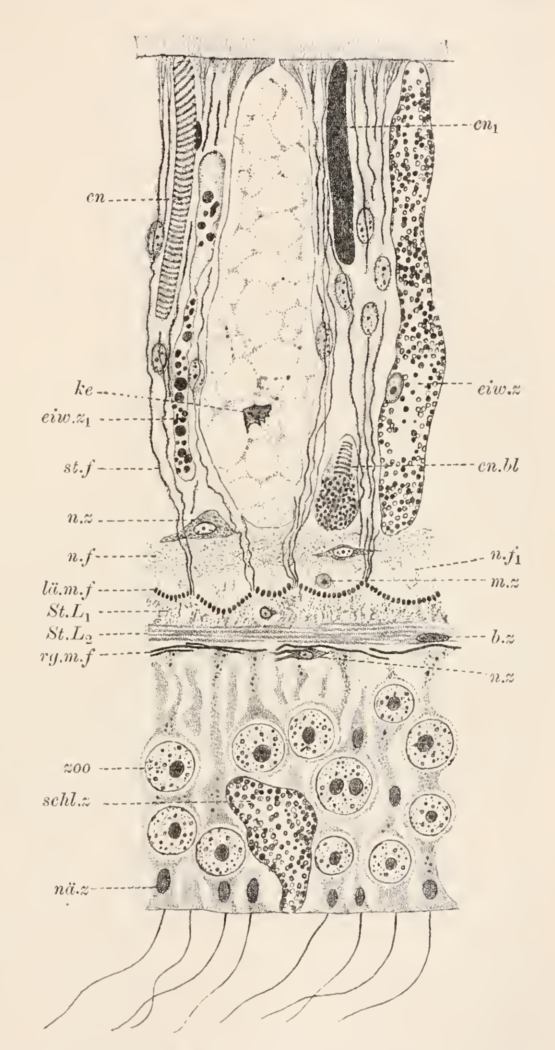
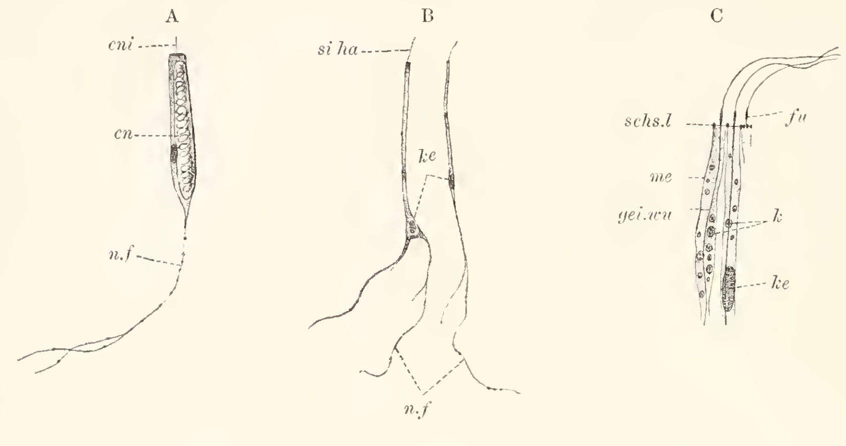


Fig. 510. *Anemonia sulcata*, Stück eines Tentakelquerschnitts. *st.f* Stützfibrille der Deckzellen, *cn* dünnwandige Cnide, cn_1 Cnida cochleata, *ke* Kern einer Schleimzelle, *eiw.z* Eiweisszelle, $eiw.z_1$ desgl. mit Sekretresten, *n.z* Nervenzellen, *n.f* Nervenfaserlage, $n.f_1$ Nervenfasern zur Muskulatur verlaufend, *lä.m.f* Längsmuskelfasern, $St.L_1$ und $_2$ Schichten der Stützlamelle, *b.z* Bindezelle, *m.z* Muskelzelle, *rg.m.f* Ringmuskelfasern, *nä.z* Nährmuskelzelle, *schl.z* entodermale Schleimzelle, *zoo* Zooxanthelle, *cn.bl* Cnidoblast.

Als Geisselzellen seien hier auch die entsprechenden Zellen der Drüsen- und Flimmerstreifen an den Mesenterialwülsten bezeichnet, deren Zugehörigkeit zum Ektoderm als erwiesen gelten kann. An den

Drüsenstreifen stimmen die Geisselzellen durchaus mit denen des Schlundes überein, nur sind die basalen faserartigen Abschnitte änger, was sich aus der mächtigen Entwickelung der Nerven-



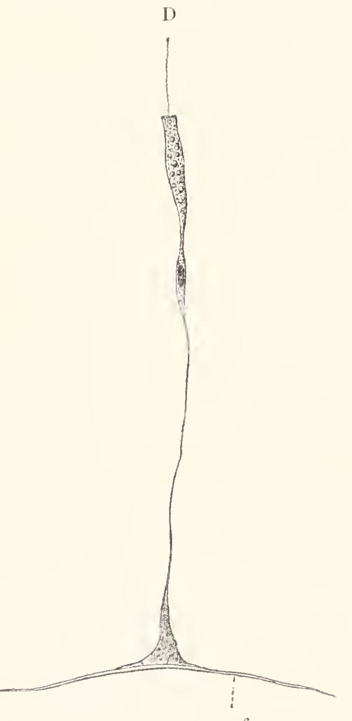


Fig. 511. *Anemonia sulcata*, Zellen. A Nesselzelle, B Sinneszellen, C Geisselzellen, D Nährmuskelzelle der Muskelfahnen. *cni* Cnidocil, *si.ha* Sinneshaar, *fu* Geisselfussstück, *gei.wu* Geisselwurzel, *cn* Cnide, *me* Membran, *k* Trophochondren, *ke* Kern, *n.f* Nervenfasern, *m.f* Muskelfaser, *schs.l* Schlussleiste.

lage erklärt. Ausserordentlich zart sind die Geisselzellen an den Flimmerstreifen, zugleich relativ kurz und liegen dicht, ohne Einschaltung anderer Zellen, neben einander. Ihre Anordnung ist eine äusserst regelmässige; sie fügen sich nach verschiedenen Richtungen hin in Reihen zusammen. Dabei wechselt die Länge. Quer über einen Flimmerstreifen laufen dachartig schmale Wülste, durch deren Entwickelung der Streifen auf Längsschnitten regelmässig gezahnt erscheint. In der Mitte der Wülste sind die Zellen etwa um ein Drittel länger als in den Furchen. Während ferner in den Furchen und an den Dachflächen der Wülste die Kerne lang gestreckt sind und nur in basaler und mittlerer Zellhöhe sich verteilen, sind sie unter den Dachfirsten kürzer und plumper, oft deutlich nierenförmig, und verteilen sich über die ganze Zellhöhe, von der Stützlamelle an bis zur Oberfläche. Stützfibrillen und Geisseln zeigen nichts besonderes, nur scheint das Fussstück hier sehr kurz zu sein.

Sinneszellen. An den Tentakeln, an der Mundscheibe und

an den Drüsenstreifen der Mesenterialwülste lassen sich Zellen isolieren, die in ihrer Form den Deckzellen gleichen, aber nicht wie diese an die Stützlamelle herantreten, sondern sich basal in feine Fortsätze auflösen, die in die Nervenlagen eintreten. Sie sind als Sinneszellen zu deuten (Gebr. HERTWIG). Der schmale Kern bewirkt eine leichte Schwellung des fadenartigen Zellleibs und liegt meist in mittlerer Höhe, gelegentlich auch basal an der Abgangsstelle der Fortsätze. Distal trägt die Zelle ein zartes Tasthaar, das etwas länger als die Wimper ist. An Schnitten sind die Sinneszellen nicht sicher nachweisbar.

S c h l e i m z e l l e n. Die Schleimzellen sind überall in grosser Zahl, vor allem aber am Schlunde und an den Drüsenstreifen der Mesenterialwülste vorhanden. Im Epiderm und am Schlunde trifft man sie fast immer in verquollenem Zustande, als cylindrische, leicht geschwellte Zellen, die abgerundet auf der Nervenlage beginnen und verschmächtigt zwischen den Deckzellkegeln auslaufen. Sie zeigen eine zarte T h e k a, ein loses, oft zerstörtes, fädiges Maschennetz im Innern und in dieses Netz eingelagert, im basalen Zelldrittel, den Kern, der sich dunkel färbt und gewöhnlich unregelmässig konturiert ist. Die Lücken des Maschenwerks sind vom Schleim erfüllt, der sich nicht oder nur schwach mit Hämatoxylin färbt. Sehr selten trifft man Zellen mit körnigem Sekrete; solche sind dagegen an den Drüsenstreifen der Mesenterialwülste leichter nachweisbar. Hier sind überhaupt die verschiedenen Phasen der Schleimbildung am besten zu studieren. Die Zelle ist zunächst schlank und enthält Körner, die sich mit Hämatoxylin nur schwach, mit violettem Tone, färben. An Zellen mit rein blauer, also reifer, Körnelung machen sich fast immer schon Verquellungen in der Weise bemerkbar, dass die Körner untereinander in Zusammenhang treten und Balken oder Wabenwandungen bilden. Bei stärkerer Verquellung liegt ein blaues Maschengerüst mit hellem Inhalt vor; zuletzt ist der ganze Zellinhalt farblos. Als normal dürfte indessen hier wie sonst überall gelten, dass das Sekret in körnigem Zustande entleert wird und erst ausserhalb der Zelle verquillt. Die abweichenden Bilder sind jedenfalls durch Reagentienwirkung bedingt.

E i w e i s s z e l l e n. Die Eiweisszellen sind gleichfalls überall und in vielleicht derselben Menge wie die Schleimzellen vorhanden. Besonders häufig sind sie im Schlund und vor allem an den Drüsenstreifen. Ihr Sekret ist immer deutlich körnig und färbt sich mit Säurefuchsin im reifen Zustand intensiv rot, mit Eisenhämatoxylin schwarz. Auch sie beginnen an der Nervenlage, sind immer ziemlich schlank und zeigen den Kern, der einen Nucleolus aufweist, seitlich der Wandung angelagert. Ein Gerüst konnte nicht sicher erkannt werden, doch ist ein solches anzunehmen, da die Körner oft regelmässig in Reihen angeordnet sind. Die Grösse und Färbbarkeit der Sekretkörner schwankt. Oft sind die Zellen nur wenig von ihnen erfüllt und erscheinen dann besonders schlank, oft selbst fadenartig, nur durch eine Reihe oder durch vereinzelte Körner geschwellt. Je jünger das Sekret, um so minder färbt es sich mit Säurefuchsin, nimmt nur mit Orange einen gelben Ton an. Ueberhaupt sind die Färbungsnuancen bei kombinierter Säurefuchsin-Orangefärbung erstaunlich mannigfaltig und es bleibt die Möglichkeit offen, dass an den Drüsenstreifen, wo die Eiweisszellen dicht gedrängt liegen, zwei

Arten derselben vorkommen, die aber nicht sicher auseinander gehalten werden konnten.

Je reifer das Sekret, um so gröber sind die Körner, doch neigen sie zugleich zu granulärem Zerfall oder verkleben auch untereinander zu homogenen Massen, die manchmal fast die ganze Zelle einnehmen. Derart ist das Aussehen der Zelle ein mannigfaltiges, doch kann hier auf die Einzelbefunde nicht weiter eingegangen werden.

Nesselzellen. Von Nesselzellen kommen im Epiderm, im Schlund und in den Mesenterialwülsten verschiedene Formen vor, die wir hier der Reihe nach betrachten wollen. Im Epiderm am häufigsten sind Zellen mit dünnwandigen Cniden, deren Form eine langgestreckte gleichmässig cylindrische, nur proximal ein wenig verschmächtigte, ist. Das Sarc bildet eine dünne Theka, die den platten Kern seitlich enthält; es zieht sich basal in einen zarten Faden aus, der sich verzweigen kann und wohl nervöser Natur ist. Distal bildet es eine kleine Kappe, die, wie auch das Ende der Cnide, ein wenig über die Deckzellkegel hervorragt. Feinere Strukturen wurden an derselben nicht sicher unterschieden. Im Innern der Cnide liegt ein glänzender dickwandiger Schlauch in regelmässig spiraler Anordnung, der distal am, wahrscheinlich mit einem Deckel versehenen, Cnidenende sich ansetzt. Er färbt sich intensiv mit Säurefuchsin, während der übrige wohl flüssige Kapselinhalt immer ungefärbt bleibt. Bei der Entladung soll der Faden in toto, ohne sich umzustülpen, ausgeworfen werden (Iwanzoff). Diese sehr merkwürdige Cnidenform, von Gosse Cnidae cochleatae genannt, unterscheidet sich von den übrigen wesentlich. Sie erscheint auf das Epiderm und auf den Schlund beschränkt, wo ihre Grössenverhältnisse in gewissen Grenzen schwanken. Alle übrigen Nesselzellen besitzen Cniden, die den von *Physophora* beschriebenen prinzipiell gleichen. Sie haben eine dicke harte Wand, die wahrscheinlich auch aus Sklera und Propria besteht; ihren Inhalt bildet geformtes Sekret und ein umstülpbarer Schlauch, an dem ein weites, mit in drei Spiralzügen angeordneten Borsten besetztes, Basalstück und ein dünner, spiral oder unregelmässig aufgewundener, Faden von verschiedener Länge zu unterscheiden sind; ein Deckel ist besonders bei der Entladung nachweisbar. Die Form der Cnide ist immer eine langgestreckte und gerade (stabförmige Cniden). Das Sarc besteht aus einer dünnen, den Kern enthaltenden, Theka, einer Entladungskappe, die fein längsgestreift ist (gefältelte Membran?) und ein langes Cnidocil, seitlich neben dem Entlandungspol der Cnide, enthält, und aus einem fadenförmigen basalen, wohl nervösen, Fortsatz, der dem der Cnidae cochleatae entspricht (Iwanzoff). Das Sekret färbt sich intensiv mit Hämatoxylin und mit Eisenhämatoxylin, nicht mit Säurefuchsin. Hinsichtlich der Cnidenform sind mehrere Zellarten zu unterscheiden, von denen die eine sehr langgestreckt und überall verbreitet ist, während eine andere kürzere, gedrungenere auf die Drüsenstreifen der Mesenterialwülste beschränkt erscheint.

Die Entwicklung der Cniden erfolgt in tief, unmittelbar auf der Nervenlage, gelegenen Bildungszellen und ist, wenigstens bei den stabförmigen Cniden, wo sie allein genauer untersucht wurde, gleich der von den Hydroiden geschilderten, so dass auf die dort gegebene Beschreibung verwiesen werden kann. Zuerst tritt in der Bildungszelle die Kapsel auf, die dann zum Schlauche auswächst, der nach vollendetem Wachstum eingestülpt wird. Die Zelle wandert zuletzt

im Epithel aufwärts bis zur Oberfläche; Wanderungen in tangentialer Richtung sind nicht bekannt. Im einzelnen bleiben noch viele Punkte neuer genauerer Untersuchung bedürftig.

Nervenlage. Die Nervenlage ist, ausser an den Flimmerstreifen der Mesenterialwülste, überall nachweisbar, doch an der Fussscheibe und am Mauerblatte schwach entwickelt. Besonders mächtig tritt sie am Schlunde und an den Drüsenstreifen der Mesenterialwülste auf; am zellenreichsten ist sie aber auf der Mundscheibe. Gewöhnlich liegt sie der Stützlamelle oder der Muskulatur, wo eine solche vorhanden ist, nicht unmittelbar auf, sondern in geringer Höhe über ihr; nur am Schlunde berührt sie die Lamelle in ganzer Ausdehnung und an den Drüsenstreifen wenigstens an den seitlichen Gabelenden. In den Flimmerstreifen scheint sie ganz zu fehlen. Sie wird in der Hauptsache von feinen Nervenfasern (Fig. 512) gebildet, die nach verschiedenen Richtungen verlaufen. An den Tentakeln überwiegt cirkuläre, an der Mundscheibe radiale, am Schlund und an den Drüsenstreifen longitudinale Verlaufsrichtung. Die Fasern sind im allgemeinen von gleicher geringer Stärke; sie leiten sich von den Sinnes- und Nervenzellen ab, deren Fortsätze sie darstellen. Die Nervenzellen fehlen wohl nirgends, sind aber am Schlunde und an den Drüsenstreifen wenig häufig. Sie sind spindel- oder sternförmig gestaltet; am häufigsten sind multipolare Zellen; unipolare fehlen ganz. Das Sarc ist bei den grösseren Elementen oft deutlich körnig, auch lassen sich feine Fäden (Neurofibrillen) darin nachweisen. Der Kern liegt central in der grössten Anschwellung des Zellleibs, ist oval, bläschenförmig und enthält einen deutlichen Nucleolus. Die Nervenfasern verzweigen sich nur wenig. An Isolationspräparaten kann man die stärkeren auf längere Strecken verfolgen; am Schnitt entziehen sie sich rasch der Beobachtung. Ein Hauptfortsatz ist nicht zu unterscheiden, alle Zellfortsätze erscheinen gleichartig.

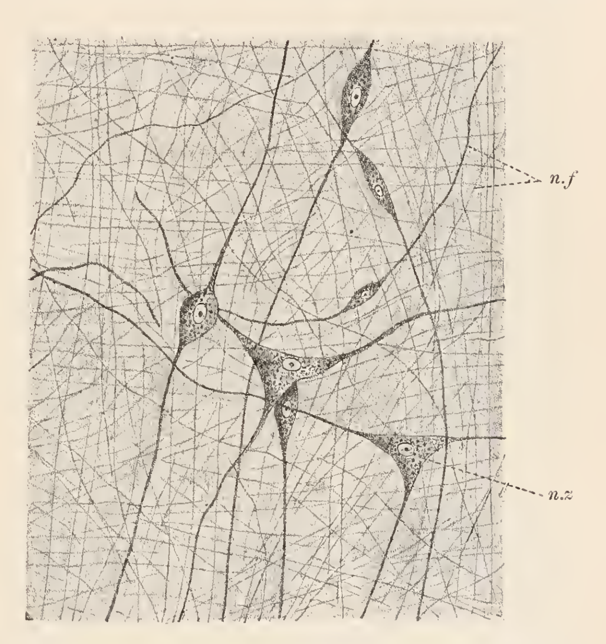


Fig. 512. *Anthea cereus*, Nervenplexus von der Mundscheibe, nach Gebr. HERTWIG. *n.z* Nervenzelle, *n.f* Nervenfasern.

Muskellage. An den Tentakeln und an der Mundscheibe lagern der Stützlamelle Muskelzellen in basiepithelialer Lage auf, an denen eine longitudinal verlaufende kräftige Muskelfaser, von schmal bandförmigem, auf der Kante stehendem, Querschnitt und der ober-

halb dicht angefügte, entsprechend der Faser länglich gestreckte, Kern zu unterscheiden sind. Jede Faser wird von zwei parallelen Lamellen gebildet, zwischen denen ein schmaler heller Streifen sichtbar ist; wahrscheinlich besteht jede Lamelle wieder aus Muskelfibrillen. An Isolationspräparaten sieht man, dass zu jedem Kern nur eine Faser gehört. Die Faser ist lang und läuft an den Enden spitz aus. Entsprechend der beträchtlichen Länge findet man an Schnitten die Kerne nur sehr spärlich.

Bildungszellen. Als Bildungszellen zu deuten sind kleine Elemente, die man nicht selten auf der Nervenlage oder zwischen dieser und der Muskellage findet und die weder zur Muskulatur noch zu den Nervenfasern in Beziehung zu stehen scheinen. Es kommen solche Elemente auch in der Nervenlage selbst vor, mit länglichem Kern, der schräg die Lage durchsetzt, und demgemäss kaum als Nervenzellkern zu deuten ist. Manche Bilder erweisen eine Einwanderung solcher Zellen durch die Muskellage hindurch in die Stützlamelle, wo sie zu Bindezellen werden dürften. Andere Bildungszellen werden zu den Nesselzellen und gelangen so in tektiepitheliale Lage. Die Form der Bildungszellen scheint sehr zu variieren und ist an Schnitten nicht genauer festzustellen. An Isolationspräparaten sind sie von rundlicher oder kubischer, auch weniger regelmässiger, Gestalt und enthalten einen Kern mit kleinem Nucleolus. Etwas grössere kuglige Zellen mit hellem Sarc und deutlicher Membran finden sich an den Drüsenstreifen zwischen Nervenlage und Stützlamelle und dürften aus der letzteren hierher verirrt sein, da sie sonst nur im Entoderm oder in der Lamelle nachweisbar sind (Urgenitalzellen; siehe weiter unten).

Entoderm.

Das Entoderm ist einfacher gebaut, wenngleich alle im Ektoderm vorhandenen Elemente auch hier vorkommen. Aber die Muskelfasern sind hier das Bildungsprodukt der typischen Epithelzellen, der Nährzellen, selbst; die entodermale Muskelschicht ist daher nicht gleichwertig der des Ektoderms. Muskelfasern fehlen nur an den Gonadenteilen der Septen und an den Bildungsstreifen der Wülste. Sie verlaufen am Ektosoma und am Schlunde cirkulär, an den Septen vorwiegend longitudinal, nur auf der der Muskelfahne opponierten Seite jedes Septums in transversaler Richtung. Es liegt ihnen eine zarte Nervenlage mit zugehörigen Nervenzellen auf, die an den Bildungs- und vakuolären Streifen unterbrochen erscheint oder nur äusserst schwach entwickelt ist. Ferner finden sich in basiepithelialer Lage Bildungszellen und lokal auch Urgenitalzellen; beide sind an den Bildungsstreifen besonders reichlich vorhanden und die letzteren ebenda in Auswanderung aus dem Epithel begriffen. In tektiepithelialer Lage kommen ferner vor Schleim- und Eiweisszellen, sowie in spärlicher Zahl Nesselzellen. Von den Nährzellen sei die Einlagerung von Zooxanthellen hervorgehoben, die besonders an den Zooxanthellenstreifen auffällt.

Nährmuskelzellen. Die Nährzellen sind im allgemeinen sehr gleichartig gebaut, nur an den Mesenterialwülsten zeigen sie gewisse Besonderheiten, über die weiter unten berichtet werden wird. Sie sind immer als Geisselzellen entwickelt und tragen meist basal eine Muskelfaser. Ferner ist die Einlagerung von Zooxanthellen

charakteristisch, doch können dieselben auch stellenweis ganz fehlen. Die Höhe der Zellen unterliegt beträchtlichen Schwankungen. An den Tentakeln sind sie am niedrigsten, an den Grenzstreifen der Septen gegen die Mesenterialwülste hin, vor allem im Gonadenbereiche, am längsten. An den Muskelfahnen wechselt die Höhe bedeutend entsprechend der Lage der zugehörigen Muskelfasern am Grund oder auf dem freien Rande der Stützlamellfalten (siehe unten).

Die Form der Zellen schwankt je nach dem Gehalt an Nährstoffen und an Zooxanthellen. Fehlen gröbere Nährstoffeinlagerungen und Zooxanthellen, so ist die Zelle schlank, manchmal sehr schlank, cylindrisch, im basalen Abschnitt fadenförmig. Der fadenartige Teil gewinnt eine enorme Länge an den Muskelfahnen, soweit die Zellen zu den tief zwischen den Lamellenfalten gelegenen Muskelfasern in Beziehung stehen. In der Nähe der Faser verbreitert er sich wieder, entsprechend der Faserrichtung, zu einem kegelförmigen Fussstück. Bei reichlichem Vorhandensein von Nährstoffen schwillt die Zelle etwas an; unregelmässige Konturen gewinnt sie durch die eingelagerten Zooxanthellen, die das Sarc lokal stark auftreiben, so dass die Seitenflächen aus- und eingebuchtet, ja gelegentlich gezackt, sind. Die Zooxanthellen liegen in Vakuolen, deren Wandung oft äusserst dünn ist. Auch die Nährstoffe verteilen sich in Vakuolen oder liegen direkt im Sarc. Besonders reich sind sie immer in den Grenzstreifen der Septen gegen die Mesenterialwülste hin nachweisbar. Hier und an den Bildungs- und Zooxanthellenstreifen werden sie, wie durch Versuche (Willem) festgestellt wurde, bei Carminfütterung zunächst und vorwiegend aufgenommen; an den Septalflächen treten Carminkörner erst später und nur spärlicher auf. Das Sarc der Zellen an den Grenzstreifen ist ganz erfüllt von kleineren und grösseren Nährkörnern, von Ballen solcher und von noch unverdauten Nahrungsstoffen; die Färbbarkeit dieser Einlagerungen ist sehr verschieden. Auch Ballen kleiner gelber glänzender Exkretstoffe, stabförmige Kryställchen, leere Nesselkapseln und andere unverdauliche Dinge finden sich hier. Gegen den Schlund hin nehmen die Grenzstreifen an Höhe ab und sind als Streifen nicht mehr gesondert.

Ueber die Gerüststruktur des Sarcs geben Eisenhämatoxylinpräparate Aufschluss. Immer ist eine derbe Stützfibrille vom gleichen Charakter wie in den Geisselzellen vorhanden. Die Stützfibrille ist oft durch die ganze Zelle zu verfolgen, in anderen Fällen aber wird sie undeutlich und scheint sich in feinere Fäden aufzulösen; basal tritt sie gewöhnlich scharf hervor. Sie verläuft an Zellen, die mit Nährstoffen erfüllt sind, seitwärts und dementsprechend entspringt auch die Geissel nicht von der Mitte der Zelloberfläche. Gewöhnlich ist eine Zellmembran leicht zu unterscheiden. Sie erscheint auf Zellquerschnitten als kreisförmige zarte Linie, innerhalb der die Stützfibrille als schwarzer grober Punkt hervortritt. Die Membran wird, wie günstige Bilder andeuten, auch von Fäden gebildet. Am freien Ende der Membran treten Schlussleisten mit grosser Schärfe, besonders wenn die Zelle arm an Nährstoffen ist, hervor.

Der Kern ist je nach der Zellgrösse von verschiedener Dimension. Er liegt meist in mittlerer Höhe oder distalwärts verschoben, selten in dem oft lang ausgezogenen fadenartigen Abschnitt, in dem er eine Anschwellung hervorruft. Ein Nucleolus ist meist leicht zu unterscheiden.

Die Zooxanthellen kommen in der Einzahl oder zu mehreren in einer Zelle vor. Man unterscheidet an ihrem kugligen Körper eine feste Membran, den dunkel färbbaren homogenen Kern und im Innern glänzende gelbe Körner in sehr verschiedener Menge, die oft zu grösseren Schollen verfliessen und der Zelle starken Glanz verleihen. Ferner finden sich Ballen einer homogenen Substanz, gleichfalls in verschiedener Menge, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen. Nicht selten trifft man auf Teilungsstadien. Entweder sind nur zwei durch direkte Teilung entstandene Kerne nachweisbar, wobei zugleich die gelben Körner sich in zwei rundlichen Gruppen verteilen, oder die Zelle zeigt bereits eine cirkuläre Einschnürung. Die Teilungsprodukte liegen zunächst noch gemeinsam in einer Vakuole der Nährzellen (siehe auch bei Nährzellen der Zooxanthellenstreifen).

Für die Deutung der Zooxanthellen als einzellige Algen, welche parasitisch oder symbiontisch im Entoderm leben, spricht ausser dem geschilderten Bau, die Thatsache, dass sie auch frei zu existieren und sich durch Teilung fortzupflanzen vermögen (Gebr. Hertwig). Sie gleichen ferner völlig den gelben Zellen der Radiolarien, indessen gelang weder der Nachweis von Stärke noch von Cellulose in der Membran.

Die Ausbildung und Anordnung der Muskelfasern ist eine verschiedenartige. An den Gonadenteilen der Septen fehlen Muskelfasern überhaupt ganz. An den Tentakeln, an der Mund- und Fussscheibe, sowie am Mauerblatt verlaufen sie cirkulär. An den Ansatzstellen der Septen am Ektosoma erfolgt keine Unterbrechung der Muskulatur, vielmehr sind Lücken in den Septen vorhanden, durch welche die Muskelfasern bündelweise hindurchziehen. An den Septen selbst ist die Anordnung proximal am Mauerblatt, sowie zwischen Gonade und Mesenterialwulst, beiderseits eine longitudinale und die Stützlamelle weist entsprechend niedrige Längsfalten auf, die vor allem proximal zu beiderseitiger Verdickung des Septums führen. Während nun einseitig im Bereiche der Muskelfahne die Fasern gleichfalls longitudinal verlaufen und zugleich die Lamellenfalten mächtig sich erheben und wieder von ihnen Nebenfalten abgehen, dergestalt also die Muskulatur hier zu bedeutender Entwicklung kommt, nehmen auf der anderen Septalseite die Fasern eine schräge, annähernd transversale, Verlaufsrichtung an und die Lamellenfalten fehlen hier ganz.

An den Muskelfahnen sind die Muskelfasern (Fig. 513) am besten zu studieren. Die Fasern haben meist einen länglich elliptischen, nicht selten auch kreisrunden oder eckigen, Querschnitt und liegen der Lamellenfalte breit an. An geschwärzten dünnen Schnitten sieht man, dass die geschwärzte Substanz nur die Rinde bildet, während ein schmaler Innenraum hell bleibt. Die Rinde selbst wieder erweist sich an günstigen Stellen fibrillär struiert. Wahrscheinlich ist diese Ausbildungsweise für alle Muskelfasern typisch, wenn auch, wegen der Kleinheit des Objekts, nur selten nachweisbar. Wie sich das Sarc zu dieser Faserausbildung verhält, war nicht festzustellen. Wahrscheinlich bildet der Faserquerschnitt ein Hufeisen, durch dessen Oeffnung die Sarcfäden herantreten.

In mancher Hinsicht abweichend sind die Nährzellen an den Mesenterialwülsten gebaut. Hier kommen oberhalb der Gonadenregion zwischen den Drüsen- und Flimmerstreifen, die beim Ektoderm besprochen wurden, die Zooxanthellen- und Bildungsstreifen.

zwischen den Flimmerstreifen und den breiten Septenflächen die vakuolären Streifen vor. Betrachten wir letztere zuerst. In den vakuolären Streifen, die sich scharf gegen die Flimmerstreifen absetzen, dagegen allmählich in die Seitenflächen der Septen übergehen, sind die Zellen hoch, voluminös und ganz von grossen Vakuolen durchsetzt, zugleich sehr arm an körnigen Einlagerungen, so dass der Streifen durch seine helle Beschaffenheit deutlich hervortritt. Longitudinal verlaufende zarte Muskelfasern sind vorhanden. Distal ist das Sarc am dichtesten und enthält hier meist auch den Kern; es zeigt hier schlank cylindrische Form. Durch das Auftreten grosser Vakuolen wird der übrige Zellteil stark und unregelmässig erweitert. Da die Zellen dicht aneinander schliessen und hinsichtlich der lokalen Schwellungen und Verdünnungen sich aneinander anpassen, so fällt oft die Abgrenzung der einzelnen Zellen schwierig und das Gewebe erscheint aufgebaut aus zarten Membranen in Umgebung heller Räume. In den Vakuolen ist ein geformter Inhalt nie nachweisbar; die funktionelle Bedeutung der Streifen bleibt ganz unerklärt.

Eine Stützfibrille ist nachweisbar. Sie läuft, wie überall, in ein Fussstück und in eine Geissel aus. In den Wabenwandungen sind ferner gelegentlich Fäden, besonders an geschwärzten Zellquerschnitten, als feine in die Tiefe laufende Punkte, nachweisbar.

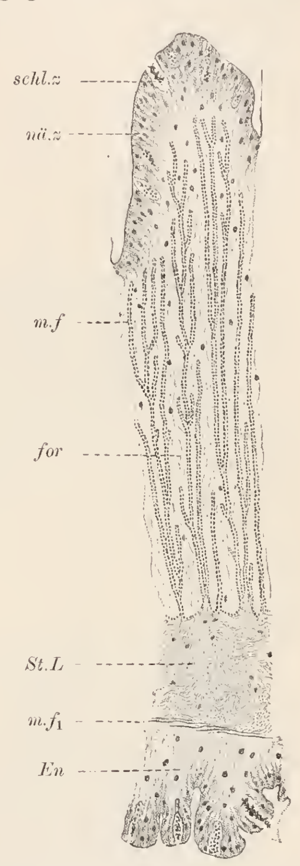


Fig. 513. *Anemonia sulcata*, Stück eines Septums, Muskelfahne. *nä.z* Nährzellen, *for* Fortsätze derselben, *schl z* Schleimzelle, *m.f* Längsmuskelfasern, *St.L* Stützlamelle, *En* Entoderm der andern Septalseite mit transversalen Muskelfasern ($m.f_1$).

Zuletzt haben wir noch die Nährzellen des hohen Zooxanthellenstreifens und des niedrigen Bildungsstreifens, der in den Flügelwinkeln der Wülste gelegen ist, zu gedenken. Im Zooxanthellenstreifen sind die Zellen von beträchtlicher Länge und derart mit Zooxanthellen erfüllt, dass es schwer hält, ihre Form genauer festzustellen. Meist liegen die Algen in einer Reihe dicht hintereinander, immer in Vakuolen der mächtig aufgetriebenen Zellen, von deren distalem Ende bis zum basalen herab verteilt. Das Sarc ist im übrigen arm an körnigen Einlagerungen und stimmt sonst mit dem anderer Nährzellen durchaus überein. Am interessantesten sind die Zooxanthellen. Was an ihnen auffällt ist die gewöhnlich unregelmässige Begrenzung, sowie die verschiedene Grösse. Neben den runden regelmässig begrenzten, in denen ausser den mit Eisenhämatoxylin schwärzbaren runden Ballen und den glänzenden gelben Körnern, die beide in wechselnder Menge vorkommen, ein dunkelfärbbarer runder Kern leicht nachweisbar ist, finden sich in grosser Zahl weniger regelmässig be-

grenzte, kleinere Zellen, die von den gelben Körnern ganz erfüllt sind, dagegen der schwärzbaren Ballen entbehren und in denen der Kern oft nicht zu unterscheiden ist. Sie liegen auch oft in Gruppen dicht beisammen und es bleibt fraglich, ob sie immer in Vakuolen eingelagert sind. Aus Mangel an Zeit konnte die Untersuchung nicht weiter geführt werden, doch wäre sie, auch in Hinsicht auf das Verhalten der Bildungszellen, wünschenswert.

An den Bildungsstreifen liegt eine letzte Modifikation der Nährzellen vor. Hier sind viele oder die meisten Nährzellen von grossen, mit Säurefuchsin sich rot färbenden, meist in einer Reihe angeordneten, Ballen mehr oder weniger vollständig erfüllt und weisen gewöhnlich eine ziemlich regelmässige cylindrische Form auf. Zooxanthellen sind im Bildungsstreifen nur in der Nähe des Zooxanthellenstreifens vereinzelt vorhanden und fehlen in den soeben geschilderten Zellen vollständig. Das Gerüst verhält sich in letzteren wie überall. Die Bedeutung der eingelagerten Ballen bleibt fraglich; vielleicht sind es Trophochondren.

Drüsenzellen. Von Drüsenzellen giebt es im Entoderm die gleichen, wie im Ektoderm, also Schleim- und Eiweisszellen, die aber meist viel weniger häufiger sind. Ihre Beschaffenheit zeigt nichts besonderes, so dass auf das Ektoderm verwiesen werden kann.

Nesselzellen. Nesselzellen kommen nur gelegentlich, vor allem an den Grenzstreifen der Septen, vor; man vermisst sie nicht selten ganz, während sie in anderen Fällen ziemlich häufig sind. Sie sind klein, stabförmig und im Bau, sowie hinsichtlich der Färbbarkeit, den grossen stabförmigen des Ektoderms gleich. Ueber ihre Bildung wurde nichts genaueres beobachtet; doch sind sie ohne allen Zweifel als im Entoderm entstanden anzusehen.

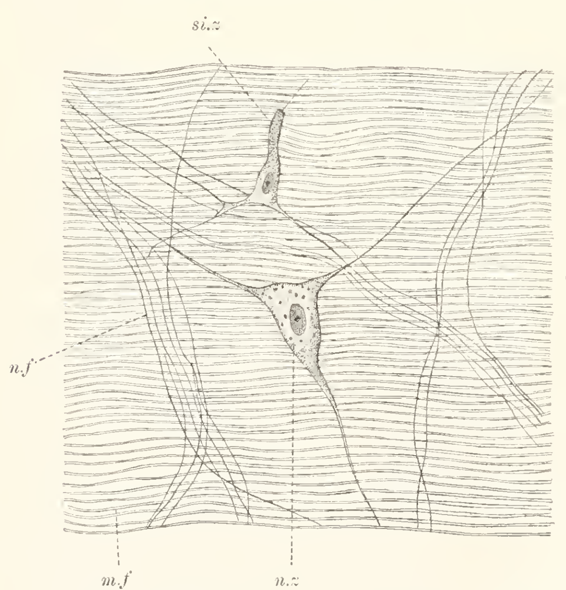


Fig. 514. *Anthea cereus,* Nervenplexus von einem Septum. Nach Gebr. Hertwig. *si.z* Sinneszelle, *n.z* Nervenzelle, *n.f* Nervenfaser, *m.f* Muskelfaser.

Nervenlage (Fig. 514). Dicht über den Muskelfasern breitet sich im ganzen Entoderm, wohl nur mit Ausnahme der Bildungsstreifen, ein zarter Plexus von Nervenfasern aus, dem auch vereinzelte Nervenzellen aufgelagert sind. Diese, wie die Fasern, stimmen mit denen des Ektoderms überein.

Bildungszellen. Bildungszellen sind im allgemeinen im Entoderm sehr spärlich vorhanden, nur am Bildungsstreifen der Mesen-

terialwülste kommen sie in grösserer Menge vor. Es sind kleine rundliche Elemente mit spärlich entwickeltem Sarc und dunkel färbbarem Kern, die, wie es scheint, am Bildungsstreifen sich dauernd vermehren und dann in die Stützlamelle einwandern und zu Bindezellen werden, vielleicht auch nach anderen Orten sich begeben. Teilungen wurden nicht sicher beobachtet, sie dürften sich rasch und auf amitotischem Wege vollziehen. Von den Bildungszellen leiten sich auch die Nesselzellen ab.

Genitalzellen. Die Entstehung der Genitalzellen lässt sich mit grosser Sicherheit auf die Bildungsstreifen verlegen. Hier finden sich reichlich zwischen den eigenartigen, mit grossen lebhaft färbbaren Ballen beladenen, Nährzellen in echt epithelialer Lage Elemente von drüsenzellähnlicher Gestalt (Fig. 515), deren Sarc mit kleinen, auch intensiv mit Säurefuchsin sich färbenden, Körnchen erfüllt ist und zwischen diesen, randständig oder central, den kleinen rundlichen dunkel färbbaren Kern zeigt. Von einer Stützfibrille und von Geisseln ist nichts wahrzunehmen; aber auch die Aehnlichkeit mit Eiweisszellen ist nur eine scheinbare, da erstens niemals eine Entleerung der Körner beobachtet wird und zweitens die Zellen ihre echtepitheliale Lage aufgeben und in basiepitheliale Lage gelangen können. Bei dieser Auswanderung schwillt zunächst der basale Zellteil kolbig an, während der distale immer dünner wird. Schliesslich wird letzterer eingezogen und die Zelle zeigt nun ellipsoide oder kuglige, mehr oder weniger regelmässige, Form, mit oft flächenhaft gestellter Längsachse.

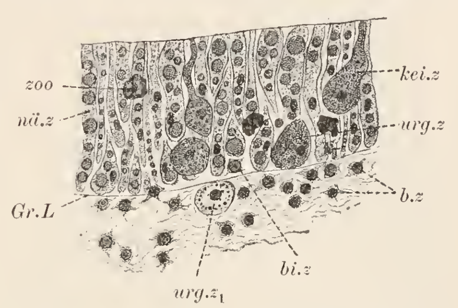


Fig. 515. *Anemonia sulcata*, Stück eines Bildungsstreifens von den Mesenterialwülsten. *nä.z* Nährzelle, *zoo* Zooxanthelle, *kei.z* Keimzelle, *urg.z* Urgenitalzelle, *urg.z*$_1$ desgl., in Grenzlamelle, *Gr.L* Grenzschicht der Lamelle, *bi.z* Bildungszelle, *b.z* Bindezellen.

Manchmal liegen solche abgerundete Zellen in dichter einfacher Schicht, der Stützlamelle benachbart, zwischen den basalen Nährzellenden; selten sinkt auch die eine oder andere in die Stützlamelle ein. In basiepithelialer Lage vollziehen sich gewisse Veränderungen an den Zellen. Sie werden heller, an Körnchen ärmer, der Kern tritt in mehr oder weniger centrale Lage und meist nimmt auch die Zellgrösse etwas ab. Teilungen wurden nicht mit Sicherheit festgestellt. Diese helleren Zellen, die vor allem peripher Körnchen enthalten, verteilen sich in den benachbarten Epithelien und in der Stützlamelle; sie wurden schon von den Drüsenstreifen unter der Nervenlage erwähnt, kommen ferner basal in den Flimmer- und in den vakuolären Streifen, doch nur sehr vereinzelt, vor. Ihre Form ist immer eine ziemlich regelmässige, rundlich begrenzte. Dass sie sich thatsächlich von den zuerst echt epithelial gelegenen Elementen ableiten, ergiebt sich aus den vorhandenen Zwischenformen. Sie stellen Urgenitalzellen vor, während die epithelial gelegenen Elemente als Keimzellen zu bezeichnen sind. Am reichsten, stellenweise sogar massenhaft, trifft man die Urgenitalzellen im Gonadenbereich der Septen an. Es gehen aus

ihnen hier die Ei- oder Samenzellen, je nachdem die Actinie männlichen oder weiblichen Geschlechts ist, hervor; wir betrachten nur den ersteren Vorgang. Man trifft die jungen Eizellen, die Oogonien, in grösserer Zahl an den Septen, dort wo der Muskelteil derselben in den Gonadenteil übergeht und zwar am oberen Rande des letzteren. Als Oogonien sind Zellen zu bezeichnen, die basiepithelial zwischen den Nährzellen liegen und nur wenig grösser als die Urgenitalzellen sind, sich von ihnen aber durch den grösseren deutlich bläschenförmigen Kern mit grossem Nucleolus unterscheiden. Uebergangsformen hinsichtlich des Kerns lassen sich mit Sicherheit nachweisen. Die Oogonien wachsen rasch heran, nehmen dabei eine längliche Form an und stellen sich oft mit der Längsachse parallel zu der der Nährzellen ein, ziehen sich sogar gegen die Epitheloberfläche hin nicht selten in einen kurzen Zipfel aus.[1]) In anderen Fällen liegen sie flach auf der Stützlamelle. Ihr Sarc wird immer reicher an Körnchen, so dass sie sich bald in toto ziemlich stark tingieren. Der grosse Kern entfärbt sich dagegen immer mehr und zeigt bald ausser dem grossen kugligen Nucleolus, der einseitig wandständig zu liegen kommt, nur wenig Nucleinkörner lose verteilt in einer hellen feinen Granulation, die wohl von den Körnern abzuleiten ist. Der Kern liegt immer einseitig in der Zelle, der Epitheloberfläche zugewendet; das Gleiche gilt für die Lage des Nucleolus im Kern. Der Nucleolus ist bald völlig homogen, bald ist eine dunkler färbbare Rindenschicht von vakuolenartigen hellen Räumen zu unterscheiden.

Allmählich sinkt die Eizelle, die zunächst noch als Oogonie bezeichnet werden muss, in die Stützlamelle ein oder wird von dieser umwachsen, wobei aber immer die durch den Kern markierte, oberflächenwärts gewendete Stelle in direkter Berührung mit dem Entoderm bleibt und dessen unmittelbar angrenzender Bezirk leicht grubenartig eingesenkt erscheint (Fig. 516). Mit dem Einsinken beginnt eine veränderte Wachstumsweise. Die Eizelle schwillt mächtig an, ja man kann sagen, das eigentliche Wachstum beginnt erst jetzt; es erfolgt aber durch Verschmelzung mit unverändert gebliebenen Urgenitalzellen, die nun als Wachstumszellen zu bezeichnen sind. Die durch Verschmelzung mit massenhaften Wachstumszellen hervorgegangenen Zellgebilde sind als Muttereier zu bezeichnen.

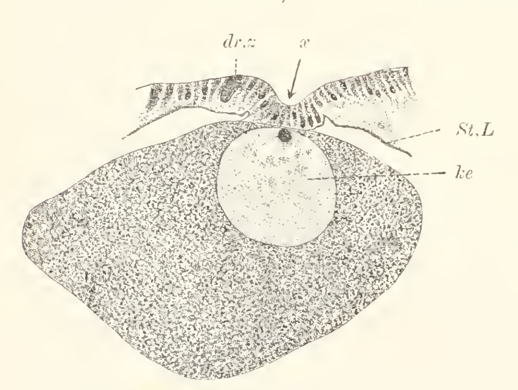


Fig. 516. *Anemonia sulcata*, Gonadenanschnitt. *ke* Eizellkern, *dr.z* Drüsenzelle, *St.L* Stützlamelle, *x* Einsenkung des Epithels gegen die Eizelle hin.

Die wachsenden Oogonien berühren nicht direkt die umgebende Stützlamelle, sondern es bleibt gegen diese hin ein schmaler heller

[1]) Die von O. u. R. Hertwig angegebene Auswanderung der Eizellen direkt aus dem Epithel des Gonadenbereichs der Septen kommt bei *Anemonia sulcata* nicht vor.

Raum, in dem man die Wachstumszellen antrifft, die mit dem Urei verschmelzen. Gelegentlich sieht man letzteres von einer radialen Streifung umgeben, die von feinen Fäden gebildet wird, die von der Eioberfläche ausgehen und entweder gleichmässig oder in Bündeln verteilt sind. Die Bedeutung dieses Apparates bleibt fraglich. Wo eine Angliederung zahlreicher Wachstumszellen erfolgt, ist eine bestimmte Kontur der Eizelle nicht immer deutlich; in anderen Fällen unterscheidet man einen gleichsam von zahlreichen Bläschen gebildeten Randbezirk, der aus angegliederten Zellen entstanden ist. Die Kerne der aufgenommenen Wachstumszellen sind in den Muttereiern nachweisbar; sie nehmen jedoch veränderte Form an, indem sie sich bedeutend in die Länge dehnen und zu einem homogenen, dunkel färbbaren, Stabe werden, der gestreckt oder gewunden im Sarc liegt. Sein späteres Schicksal ist unbekannt.

Das Sarc des Muttereies zeigt vakuolige Ausbildung; in den Vakuolen liegen die Dotterballen, in den Wandungen derselben Fäden und feinere Körner. Letztere färben sich leicht mit Säurefuchsin und Eisenhämatoxylin, die grösseren Ballen in den Vakuolen meist nur mit Orange; sie zeigen selbst wieder granuläre Beschaffenheit. Besonders lebhaft färbt sich der schmale Bezirk, der an die Epithelgrube grenzt; hier ist wahrscheinlich die Aufnahme flüssiger Nährstoffe eine besonders rege. Ausserdem ist oft im Sarc eine rundlich begrenzte, dichtere Stelle wahrzunehmen, die vielleicht eine Centrosphäre darstellt; Centrochondren konnten nicht unterschieden werden.

Der Kern hat bedeutende Grösse und zeigt einseitig den grossen Nucleolus und im übrigen eine feine helle Granulation, der Mitomstränge eingelagert sind, die aber meist grössere Neigung zum Säurefuchsin als zum Hämatoxylin zeigen. Vom Nucleolus gilt das bereits Gesagte. In der Kernmembran sind bei Eisenhämatoxylinfärbung undeutlich Gerüststrukturen zu erkennen.

Die Reifung der Eizellen, Befruchtung und Furchung wurden nicht untersucht.

Stützlamelle.

Die Stützlamelle ist eine von beiden Keimblättern stammende Bindegewebsbildung. Sie zeigt an verschiedenen Stellen sehr verschiedenes Aussehen, nicht allein in der formalen, sondern auch in der strukturellen Beschaffenheit. Wir wollen zunächst die Stützlamelle der Tentakeln betrachten und dann erst die übrigen Körperregionen zum Vergleich heranziehen.

Die Stützlamelle der T e n t a k e l n ist eine kräftige, straffe Lage von Fasersubstanz, in der Bindefibrillen und eine spärliche Grundsubstanz, sowie die zugehörigen Bindezellen, zu unterscheiden sind. Die letzteren liegen gewöhnlich in hellen vakuolenartigen Räumen, die wohl nicht Schrumpfungsprodukte, sondern Ansammlungen von Lymphe darstellen (siehe unten weiteres darüber). Entsprechend den aus Ekto- und Entoderm einwandernden Zellen öffnen sie sich auch gelegentlich gegen die Epithelien, so dass es vorkommen kann, dass die Lamelle von kanälchenartigen Räumen direkt durchsetzt wird. Auf der ektodermalen Oberfläche der Lamelle erheben sich longitudinale leistenartige Falten, deren Höhe schwankt und auch von der Kontraktion des Tentakels abhängt; am geschwellten Tentakel sind sie infolge cirkulärer Dehnung der Lamelle flacher als am kontrahierten.

Auf ihrem gratartigen Saume inserieren die Deckzellen; seitlich tragen sie die Muskelfasern, die auch am Grund der zwischen den Falten gelegenen Furchen vorkommen.

Das Gefüge der Lamelle ist ein dichtes, festes. Die Bindefibrillen sind gleichmässig feine, glatt begrenzte, Elemente von unbestimmbarer Länge, die von einer spärlichen homogenen Grundsubstanz verkittet werden. Sie stellen nichts anderes dar als Verdichtungen dieser Grundsubstanz. Während letztere sich nur schwach färbt, tingieren sie sich mit der van Gieson-Methode rot; sie repräsentieren indessen kein echtes leimgebendes Fasergewebe. Sie sind in einer äusseren longitudinalen und in einer inneren cirkulären Lage angeordnet, die im ganzen übereinstimmend mächtig sind. Derbere Fasern fehlen.

Die Bindezellen sind kleine spindel- oder sternförmige Elemente, deren Fortsätze nur eine kurze Strecke weit sich erstrecken und gelegentlich Verästelungen zeigen. Von einem reichen plasmatischen Netze in der Lamelle ist nichts wahrzunehmen, vielmehr fällt sowohl die geringe Zahl der Zellen wie der Fortsätze auf. Das Sarc ist dicht, der Kern klein und länglich, mit kleinem Nucleolus ausgestattet. Die Orientierung des Zellleibs und der Fortsätze ist eine verschiedene, doch entspricht die Längserstreckung beider meist der der Bindefibrillen. — Ueber die Ableitung der Bindezellen von Bildungszellen des Ekto- und Entoderm wurde schon bei beiden Epithelien gesprochen.

An der Mundscheibe und am Mauerblatt liegt die gleiche Beschaffenheit der Lamelle vor, nur ist sie, vor allem am letzteren, viel kräftiger entwickelt und trägt hier nicht auf der ektodermalen, sondern auf der entodermalen, Seite Falten und zwar in cirkulärer Anordnung für die kräftige entodermale Ringmuskulatur. Die Anordnung der Fibrillensysteme ist gleichfalls komplizierter; es wechseln Schichten longitudinaler und cirkulärer Fibrillen miteinander ab, wobei zu innerst und zu äusserst cirkuläre gelegen sind. Uebrigens ist, wie sich hier besonders gut erkennen lässt, die Anordnung der Fibrillen jeder Richtung nicht durchgehends eine parallele, sondern es durchschneiden sich untergeordnete Systeme etwas schräg verlaufender Fibrillen. Durch die Kontraktion der Muskulatur wird das Bild wesentlich beeinflusst, indem entweder die cirkulären oder die longitudinalen oder auch beide Fibrillenarten in Wellenlinien gelegt erscheinen. Durch diese oft scharf geknickt verlaufenden Wellenberge und -thäler werden nicht selten radiale Fibrillenzüge vorgetäuscht, die in Wirklichkeit ganz zu fehlen scheinen. — Ueber die Zellen gilt das oben Gesagte.

Eine Komplikation weisen die Muskelteile der Septen auf. Während gegen das Mauerblatt zu, wo auf beiden Seiten longitudinale Muskelfasern verlaufen, in der Mitte der Stützlamelle transversale Fibrillen und beiderseits longitudinale zu unterscheiden sind, finden sich dort, wo einseitig die transversale Muskulatur auftritt, dieser die transversalen Bindefibrillen benachbart, während der übrige Lamellenteil in der Hauptsache von longitudinalen Fibrillen gebildet wird. Indessen fehlt es auch hier nicht an Bündeln transversaler Fibrillen; deren Verlauf ist aber ein stark gewundener und zugleich, wie es scheint, ein schiefer. Man sieht Bündel von einer Seite schräg zur anderen ansteigen, dann verschwinden oder

in mehr oder weniger scharfer Krümmung umbiegen und wieder zurückkehren. Je dicker das Septum, um so steiler die Kurven, so vor allem an den Muskelfahnen, in deren dünne hohe Falten auch solche Fibrillen, allerdings wohl nur in den basalen Bereich, eindringen, während die Falten im übrigen allein von longitudinalen Fibrillen gebildet werden. Diese Biegungen der transversalen Fibrillen sind an den Septen sicher nicht durch Kontraktion der Muskulatur bedingt, wie schon aus der geringen Entwicklung der transversalen Muskelfasern hervorgeht.

An der Ansatzstelle der Septen am Mauerblatt strahlen die cirkulären Fibrillen der inneren Schichten des letzteren in die Lamellen der ersteren ein. Von Strecke zu Strecke finden sich hier Durchbrechungen der Septallamellen, durch welche Bündel der Ringmuskulatur des Mauerblatts hindurchziehen, von den zugehörigen Nährzellen begleitet.

Während an den bis jetzt geschilderten Körperregionen das Gefüge der Fibrillen ein ziemlich gleichartiges und dichtes ist, zeigt die dicke Lamelle der Fussscheibe teilweise Auflockerung, wobei eine helle Zwischensubstanz oder Lymphe auftritt. Aussen liegt eine dünne, innen eine dickere, Schicht dicht gedrängter Fibrillen; die letztere lockert sich allmählich gegen aussen hin auf, derart dass die Fibrillen nur vereinzelt, nicht bündelweise, und weniger regelmässig orientiert verlaufen. Zugleich mit der Fibrillenauflockerung tritt eine Anreicherung der Bindezellen ein. Diese sind hier auch besser zu untersuchen als an den Tentakeln etc. Die Fortsätze der kleinen spindeligen Zellkörper können auf weitere Strecken verfolgt werden, auch sind Verzweigungen leichter zu beobachten und es entwickelt sich derart zwischen den Bindefibrillen ein lockeres plasmatisches Netz, wobei indessen eine Verschmelzung von Zellfortsätzen durchaus nicht anzunehmen ist.

Am Schlund ist gleichfalls das Fibrillengefüge ein lockeres. Es finden sich dünne Grenzschichten von dichterem Gefüge und ferner eine breite mittlere Schicht vorwiegend longitudinaler Fibrillen, die dem entodermalen Epithel näher liegt als dem ektodermalen. Im übrigen Bereiche verlaufen die Fibrillen einzeln in wechselnder Richtung. Zwischen ihnen befindet sich eine wenig dichte Grundsubstanz, die sich mit Hämatoxylin zart blau färbt, gewissermaassen eine Zwischenstufe bildend zwischen der gewöhnlich nur spärlich vorhandenen zähen Grundsubstanz und der hyalinen Zwischensubstanz, in der die Zellen liegen. Zellen sind hier reichlich eingelagert und zeigen lange verzweigte Fortsätze, die nach allen Richtungen hin orientiert sind.

An den Gonaden wird die Stützlamelle durch die eingelagerten Eizellen oder Spermogemmen in ein weitmaschiges Fachwerk aufgelockert, dessen dünne Wandungen von straffer fibrillärer Beschaffenheit sind und nur wenig Bindezellen, reichlicher Urgenitalzellen, enthalten. Auch der Innenteil der Septen, bis zu den Mesenterialwülsten hin, ist von dichter Beschaffenheit und entspricht zunächst im ersten Abschnitt, wo einseitig longitudinale Lamellenfalten entwickelt sind, durchaus der Lamelle an den Muskelteilen. Von dort an, wo beiderseits die longitudinalen Muskelfasern in glatter Schicht vorkommen, ist das Gefüge zwar auch noch ein dichtes, aber die zähe Grundsubstanz überwiegt über die in Bündeln eingelagerten

Fibrillen, die longitudinal und transversal verlaufen. Zellen sind vornehmlich im mittleren Bereiche eingelagert; Urgenitalzellen kommen häufig vor. Gegen den Mesenterialwulst hin wird die Lamelle dünner und zugleich die Grundsubstanz weicher, färbt sich wenigstens schwächer als erst.

Am Mesenterialwulst läuft apikalwärts die Lamelle in ein breites, auf dem Querschnitt gabelartiges, Band aus, dessen hohlkehlenartige freie Fläche die dicke Nervenlage des Drüsenstreifens trägt. Oralwärts giebt sie unter die Flimmerstreifen seitliche Flügel ab, die schmal beginnen und breit enden; ausserdem setzt sie sich sehr dünn gegen den Drüsenstreifen hin fort, wo sie sich plötzlich stark erweitert und mit breiter Endfläche abschliesst. Ueberall an den Mesenterialwülsten besteht die Lamelle aus zarten dichten Grenzschichten gegen die Epithelien hin, während dagegen das Innere, dort wo die Lamelle sich verdickt, stark aufgelockert ist, ja unter dem Drüsenstreifen im oralen Bereiche des Wulstes nur aus hyaliner Zwischensubstanz (Lymphe) mit eingelagerten Zellmassen besteht, so dass die Lamelle hier wie ein Kanal von dreieckigem Querschnitt erscheint (Wulstkanal). Besonders interessant ist jene Stelle, wo die seitlichen Flügel gegen die Flimmerstreifen hin abzweigen. Hier, in einem zwickelartigen Raume, sowie in den Flügeln selbst, sind, vor allem in der Schlundnähe, junge Bindezellen in Masse eingelagert und die zarte Grenzschicht gegen die Bildungsstreifen hin zeigt viele Bildungszellen und auch Urgenitalzellen in Einwanderung begriffen. Bindefibrillen kommen nur in lockerem Gefüge vor und ebenso tritt die Grundsubstanz gegen die Zwischensubstanz stark zurück. Im Wulstkanal vermitteln nur wenige Bindezellen den Zusammenhang der Grenzschichten; im übrigen finden sich Haufen von Urgenitalzellen eingelagert, auch kommen Zooxanthellen vor. Je jünger das Tier, um so kompakter erscheint hier übrigens die Lamelle, um so weniger ist die Zwischensubstanz entwickelt.

Alcyonium palmatum Pall.

Uebersicht.

Eine *Alcyonium*kolonie besteht aus dem Stamm (Cönosarc) und den ansitzenden Polypen (Fig. 517), welche sich in das Cönosarc zurückzuziehen vermögen. Das Cönosarc repräsentiert die seitlich in Zusammenhang getretenen basalen Teile der Polypen, deren Cölentera als enge Röhren bei den primären Polypen durch die ganze Höhe des Stammes zu verfolgen sind und erst basal sich vereinigen. Bei den sekundären, durch seitliche Knospung später entstandenen, Polypen münden die Röhren dagegen in wechselnder Höhe in die primären Röhren ein. Alle im Cönosarc gelegenen Entodermröhren, die als direkte Verlängerung des Cölenterons der Polypen erscheinen und parallel zu einander, bis zur Vereinigungsstelle verlaufen, sind als Hauptröhren zusammenzufassen und je nach der Ausdehnung als primäre und sekundäre zu unterscheiden. Die Hauptröhren stehen durch quer oder schräg verlaufende Nebenröhren in offener seitlicher Verbindung.

Sowohl am Cönosarc, als auch am Mauerblatt der Polypen, ist ein

äusseres Ektoderm, eine mittlere dicke bindegewebige Lage (Cutis) und das innere Entoderm zu unterscheiden. Durch den Besitz einer Cutis unterscheiden sich die Alcyonarier wesentlich von den Zoanthariern. Während die Stützlamelle der Zoantharier von Ektoderm und Entoderm zugleich geliefert wird, ist die Cutis der Alcyonarier ein spezifisch ektodermales Produkt, das ausserdem durch die Einlagerung kalkiger Skeletelemente, der Spicula, charakterisiert ist. Es scheint, dass vom Entoderm nur eine diesem unmittelbar anliegende dünne Lamelle geliefert wird, die sich unscharf von der eigentlichen Cutis abgrenzt und z. B. die Stützlamelle der Septen allein bildet. Ueber den Vergleich der Cutis mit der der Echinodermen siehe im allg. Teil, Architektonik.

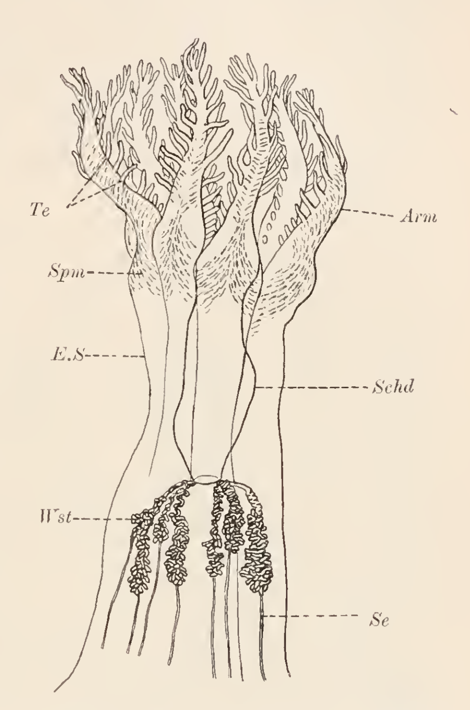


Fig. 517. *Alcyonium palmatum*, Polyp, nach KÜKENTHAL. *Te* Tentakeln, *Spm* Spicula, *E.S* Ektosoma (Mauerblatt), *Schd* Schlund, *Wst* aufgeknäuelter Mesenterialwulst, *Se* freier Septenrand.

Cönosarc. Wir beginnen die spezielle Beschreibung mit dem Cönosarc. Das Ektoderm bildet ein plattes Epithel, das weder Nerven-, noch Sinnes-, Nessel-, Drüsen- und Muskelzellen liefert. Die oft sehr flachen, nur im mittleren kernhaltigen Teile verdickten, Zellen entbehren der Wimpern; sie enthalten Körner, die wohl als Trophochondren zu deuten sind. Ueberall und während des ganzen Lebens erfolgt eine Vermehrung der Zellen, die zur Entstehung der Cutiszellen führt. Zweierlei Elemente werden gebildet. Erstens grosse ovale Zellen, die von Körnern mittlerer Grösse ganz erfüllt sind und die wir deshalb Körnerzellen nennen wollen. Zweitens kleine runde bis spindelförmige Zellen, die als Bindezellen und Skleroblasten Verwendung finden. An Stellen, wo die Zellvermehrung besonders lebhaft ist, erscheint der einschichtige Charakter des Epithels und die platte Form der Ektodermzellen verwischt; die Zellen sind eher kubisch als platt und unscharf von den in die Tiefe einsinkenden, neugebildeten Cutiszellen getrennt. So bewahren die Körnerzellen und Skleroblasten zunächst subepitheliale Lage und erst allmählich werden sie durch Abscheidung von Bindesubstanz vom Epithel getrennt. Es scheint übrigens, dass beiderlei Elemente amöboid beweglich sind (siehe bei Skleroblasten).

Die Cutis besteht aus einer weichen Bindesubstanz von lederartiger Konsistenz und aus den eingelagerten bereits erwähnten Zellen. In der Bindesubstanz lassen sich eine homogene, reich entwickelte, Grundsubstanz und zarte bindige Fibrillen, die vor allem im Umkreis der Entodermröhren verlaufen und hier flächenhaft an-

geordnet sind, unterscheiden. Wo sie vorkommen, ist die Grundsubstanz stark reduziert, so dass sich von selbst die Ableitung der Fibrillen durch Verdichtung der letzteren ergiebt. Die Grundsubstanz repräsentiert chemisch ein Hyalogen (Brown) und ist durch Gehalt an Mucin oder einer mucinartigen Substanz ausgezeichnet.

Die Körnerzellen verteilen sich in der ganzen Cutis. Sie sind am häufigsten dicht unter der Ektoderm, wo sie entweder einzeln oder in Gruppen dicht beisammen liegen; manche erscheinen auch in epithelialer Lage. Einzelne Zellen verstreuen sich in der Cutis bis unmittelbar an die Entodermröhren heran; Stränge von Zellen, die oft beträchtliche Dicke erreichen, durchsetzen gleichfalls die Cutis nach allen Richtungen und legen sich oft innig den Röhren an, sind von diesen aber immer durch eine zarte Lamelle gesondert. Gelegentlich nehmen die Stränge auch den Charakter von Schläuchen an, indem hier und da ein allerdings unregelmässig begrenztes Lumen in ihnen auftritt; an anderen Stellen lösen sie sich in einzelne Elemente auf und sind deshalb als durch Ansammlung letzterer entstanden zu denken. Mit dem Entoderm hängen sie nirgends zusammen (gegen Hickson); dagegen ist ihr Zusammenhang mit den dicht unter dem Ektoderm gelegenen oder erst aus diesem ausscheidenden Zellen ohne weiteres nachweisbar. Ferner, und dieser Befund erscheint besonders wichtig, sind den Strängen junge Skleroblasten beigemischt, die dem Entoderm ganz abgehen (siehe über die Skleroblasten weiter unten). Welche Bedeutung den Strängen und den einzelnen Körnerzellen zukommt, bleibt fraglich. Mit der Bildung der Bindesubstanz scheinen sie nichts zu thun zu haben.

Die Bindezellen zeigen gegenüber denen der Actinien nichts besonderes. Ihre Form schwankt beträchtlich; meist ist sie eine spindelige und mässig verzweigte; oft sind die feinen Zweige weit zu verfolgen. Bei ihrer Entstehung sind sie von den Skleroblasten nicht leicht zu unterscheiden. Doch nehmen die letzteren rasch ein abweichendes Gepräge an und stellen sich als kurze abgerundete Stäbchen oder Spindeln dar, die sich leicht mit Hämatoxylin färben. Das Spiculum entsteht im Innern des Skleroblasts (Koch) als ein länglicher Körper (Fig. 518), der sich minder stark färbt als das Sarc. Dieses bildet eine Membran, welche den Kern einseitig enthält, um das Spiculum. Am Spiculum ist eine organische Grundsubstanz von den eingelagerten Kalksalzen zu unterscheiden. Die erstere dürfte fibrilläre Struktur besitzen, vor allem scheint eine dichtere Rinde vorhanden zu sein. Der Kalk tritt in glänzenden Körnern auf, die rasch zu einer gemeinsamen Masse verfliessen. Am Glanz der Körner sind die jungen Skleroblasten als solche mit Sicherheit festzustellen. Man findet, wie bereits erwähnt, viele junge Skleroblasten in den Körnerzellsträngen; diese Verlagerung in die Tiefe dürfte vielleicht durch Eigenwanderung sich erklären, ebenso wie die Ansammlungen der Körnerzellen zu Strängen am einfachsten durch Wanderung sich erklären. Amöboide Fortsätze waren jedoch nicht zu beobachten.



Fig. 518. *Alcyonium palmatum*, Skleroblasten mit jungen Spicula.

Während das Spiculum an Grösse zunimmt, bildet es kurze

stumpfe Fortsätze, die ihm die charakteristische höckrige Gestalt geben. Ausgebildet (Fig. 519) gleicht es im wesentlichen einer dicken Spindel mit abgerundeten Enden und oft regelmässig wirtelig gestellten kurzen und knolligen Fortsätzen. Nicht selten ist seine Form eine gablig geteilte oder unregelmässige. Das Sarc ist als dünner Mantel, der bei der Entkalkung sich abhebt, lange nachweisbar; auch der Kern lässt sich zugleich feststellen. Später sind weder Sarc noch Kern unterscheidbar. Dass sich an der Bildung eines

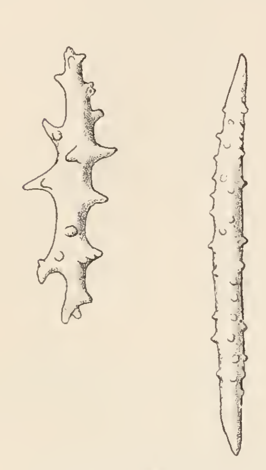


Fig. 519. *Alcyonium palmatum*, Spicula, nach HICKSON.

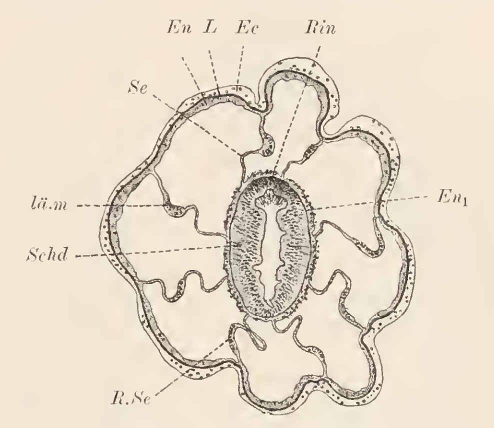


Fig. 520. *Alcyonium palmatum*, Querschnitt eines Polypen in Schlundhöhe. *Ec*, *En*, *L* Ektoderm, Entoderm, Lamelle des Mauerblattes, *Schd*, En_1 Stomoderm, Entoderm des Schlundes, *Se* Septum, *R.Se* Richtungsseptum, *lä.m* Muskelfahne, *Rin* Schlundrinne.

Spiculums mehrere Skleroblasten beteiligen, erscheint nicht ausgeschlossen, bedarf aber noch sicheren Nachweises. Im allgemeinen nehmen die Spicula von aussen gegen innen an Grösse zu, wobei zugleich ihre Verteilung eine immer losere wird; das erklärt sich aus dem Wachstum der Kolonie, da zwischen den Spicula auftretende Bindesubstanz sie von einander entfernt. Doch kommen im Innern des Cönosarcs auch kleinere Spicula vor, wie es nach der Anwesenheit junger Skleroblasten in den Körnerzellsträngen selbstverständlich erscheint.

Ueber das Entoderm siehe bei Polyp.

Polyp. Die Polypen haben in ausgedehntem Zustande die Form von schlanken Cylindern, welche am freien Ende in 8 dichtstehende, den Mund umgebende, Arme auslaufen. Die Arme tragen an der oralen Seite zwei Reihen von kurzen Tentakeln, welche mit Nesselzellen versehen sind. Eine besondere, ausgedehnte Mundscheibe, wie sie den Zoanthariern zukommt, fehlt; die Basis der Arme setzt sich direkt in den Schlund fort, der tief in das Innere reicht und schon bei Betrachtung der Polypen in toto zu unterscheiden ist. Er ist seitlich abgeplattet und zeigt die vordere Schmalfläche als lebhaft wimpernde Schlundrinne (Fig. 520), welche eine Strömung von aussen nach innen erzeugt, ausgebildet. Die innere Schlundöffnung führt in das Cölenteron, dass durch acht Septen in ebensoviele

Taschen gegliedert wird. Auffällig ist vor allem die hintere, sog. Richtungstasche, deren beide begrenzenden Septen aus dem Polypen in die anschliessende Hauptröhre des Cönosarcs zu verfolgen sind und hier bis gegen die Basis des Stammes hin verlaufen (HICKSON). Sie sind an der freien Kante mit stark wimpernden Mesenterialwülsten ausgestattet, welche einen Rückstrom des Wassers an der hinteren Seite, von unten nach oben, erzeugen. Die übrigen sechs Septen enden bereits im Polypen; auch sie tragen am freien Rande Mesenterialwülste, die vor allem drüsig entwickelt sind und bei der Verdauung eine wichtige Rolle spielen. Alle Wülste schliessen sich oralwärts an das ektodermale Schlundepithel an, doch sind nur die der Richtungssepten ektodermalen Ursprungs. An allen Septen sind longitudinale Muskelfahnen entwickelt, welche der gegen vornhin gewendeten Fläche zukommen. Diese Anordnung der Muskelfahnen, sowie die stärkere Ausbildung der Mesenterialwülste an den Richtungssepten und die Form des Schlundes bedingen einen ausgeprägt einstrahlig radial symmetrischen Bau der Polypen, der allerdings äusserlich nicht zum Ausdruck kommt. Wie bei den Actinien entwickeln sich in der Lamelle der Septen an geschlechtsreifen Tieren die Gonaden; nur die Richtungssepten entbehren derselben. Die strangförmigen Gonaden liegen den Mesenterialwülsten dicht genähert.

Das Ektoderm zeigt am Mauerblatt des Polypen, sowie an der aboralen Seite der Arme, keine strukturelle Differenz zu dem des Cönosarcs, nur tritt in der Tiefe der weit schwächeren Cutis an den Armen eine zarte Längsmuskulatur auf. An der Basis der Arme kommen in der Cutis besonders grosse und langgestreckte Spicula vor, die regelmässig zur medialen Aborallinie der Arme angeordnet sind. Die orale Seite der Arme und die Tentakeln bleiben von Spicula ganz frei. Hier ist die Cutis nur andeutungsweise entwickelt; dagegen findet sich in der Tiefe, auf der Grenzlamelle, eine Schicht von Muskelzellen, deren kräftige Fasern longitudinal verlaufen. Sie bilden zwei Streifen zwischen den Tentakeln, die an jedem Arme von der Spitze bis zur Basis ziehen und hier zu einem, den Mund umgebenden Sphincter verfliessen. Auch den Tentakeln kommt Muskulatur zu. Ob ein Nervenplexus in Begleitung der Muskulatur entwickelt ist, wurde noch nicht sicher festgestellt. Dagegen kommen kleine Nesselzellen in Menge vor, deren Jugendstadien unter dem Epithel gelegen sind und einige Aehnlichkeit mit den jungen Skleroblasten aufweisen.

Das Ektoderm des Schlundes stimmt insofern mit dem der Oberfläche überein, als es eine dünne Cutis mit eingelagerten Spicula entwickelt. Dagegen sind die Deckzellen von abweichender Form, nämlich lang gestreckt, fadenförmig, und tragen lange Wimpern. Besonders lang sind die Wimpern an der Schlundrinne, die sich vom übrigen Epithel scharf absetzt und sehr dünne Zellen aufweist, auch der Cutis entbehrt. Drüsenzellen kommen, ausser an der Schlundrinne, vor; ob Nervenzellen vorhanden sind, ist nicht sicher ermittelt.

Die Mesenterialwülste zeichnen sich durch Reichtum an Drüsenzellen aus. Das übrige Entoderm hat einen eintönigen Charakter, der auch für die Haupt- und Nebenröhren des Cönosarcs gilt. Im allgemeinen zeigt es platte oder cubische Zellen, deren jede wahr-

scheinlich mit einer Geissel ausgestattet ist. Drüsenzellen kommen nur vereinzelt vor. Die Nährzellen enthalten gewöhnlich Körner eingelagert und gewinnen dadurch oft Aehnlichkeit mit den Körnerzellen der Cutis, in welch letztere vielleicht einzelne auch auswandern. Vereinzelt vorkommende glänzende bräunliche Körner sind wohl als Exkretkörner zu deuten. Am Mauerblatt und an den Septen bildet jede Nährzelle eine Muskelfaser (Fig. 521). Die Fasern verlaufen am Mauerblatt cirkulär, an der gegen hinten gewendeten Fläche der Septen transversal, an der gegen vorn gewendeten Fläche longitudinal. An letzterer sind sie auf einen mittleren Streifen beschränkt und entsprechend einer Faltenbildung der Lamelle reichlicher angehäuft (Muskelfahne); doch verstreichen die Falten der Lamelle oralwärts, während sich die Fasern zugleich über die ganze Septalbreite verteilen. Sie enden mit den Septen zugleich, die zwischen den Armen auslaufen. In den Tentakeln und in den Cönosarcröhren scheinen Muskelfasern ganz zu fehlen.

Unmittelbar unter dem Entoderm liegt eine dünne faserige Grenzlamelle, die vom Entoderm zu stammen scheint und sich von der Cutis meist durch intensivere Färbung abhebt.

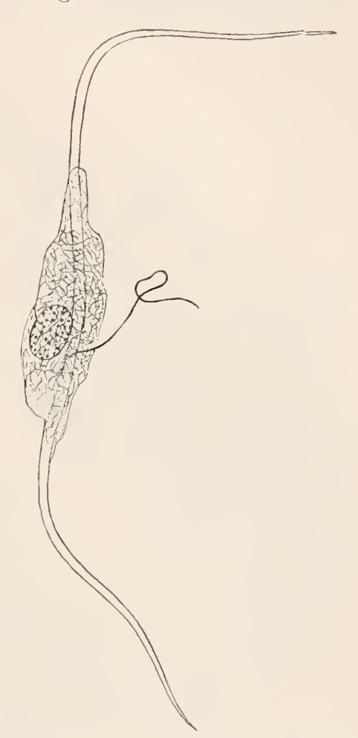


Fig. 521. *Alcyonium palmatum*, Nährmuskelzelle von einer Muskelfahne. Nach K. C. SCHNEIDER.

d) Enterocölia.

Prochordata: Ameria.

XVIII. Echinoderma. A. Asteroidea.

Astropecten aurantiacus L.

Uebersicht.

Zur Besprechung kommen Querschnitte durch die proximalen Abschnitte der Arme. Die äussere Form eines solchen Querschnittes (Fig. 522) ist eine komplizierte; im grossen Ganzen kann man ihn nierenförmig gestaltet nennen, mit konvex gewölbten Rücken- und Seitenflächen, welch letztere gegen die erstere an der Grenze etwas vorspringen, und mit medial ausgetiefter Bauchfläche, die ohne scharfe Grenze in die Seitenflächen übergeht. Zahlreiche Skulpturen kom-

plizieren die Hauptkonturen. Zunächst erweisen sich die Seitenflächen in regelmässig segmentalen Abständen (marginale Metamerie) durch quer verlaufende Furchen (Marginalfurchen), deren Boden-

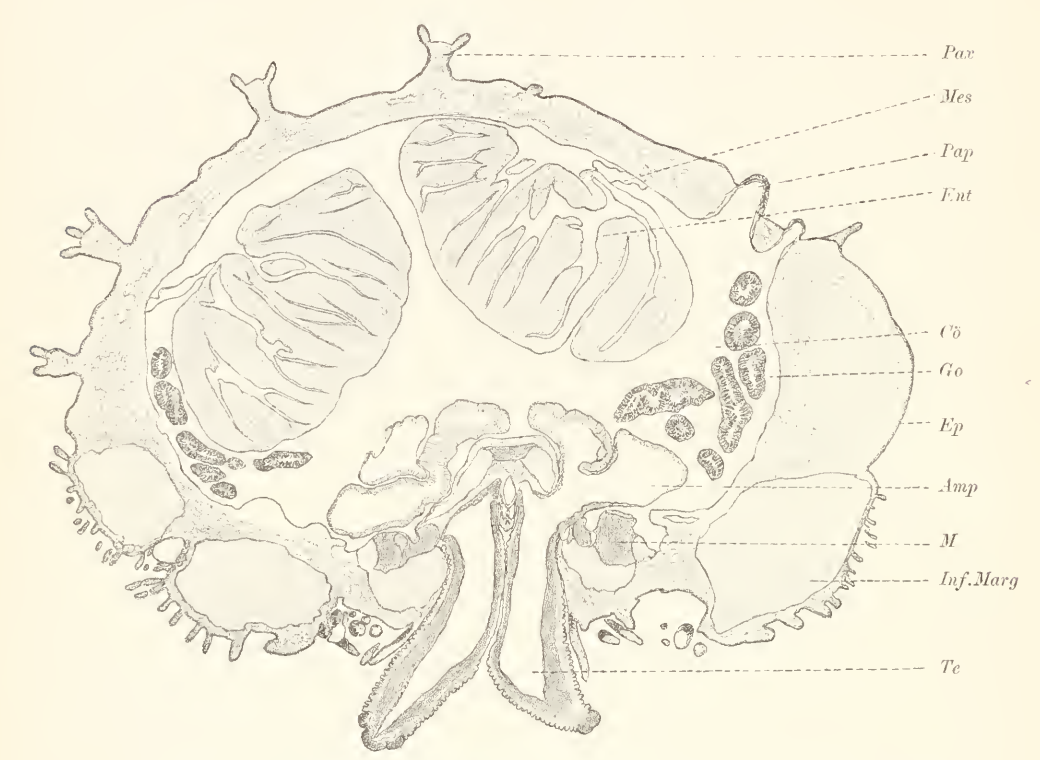


Fig. 522. *Astropecten aurantiacus*, Querschnitt durch einen Arm, nahe dessen Ursprung. *Te* Füsschen, *Amp* Ampulle (der Radialkanal und epidermale Nervenstreifen sind nicht bezeichnet; sie liegen zwischen den Füssehenbasen), *Ep* Fläehenepiderm, *Ent* Darmblindsaek, *Mes* Mesenterien, *Cö* Cölom, *Go* Gonadensehläuche, *Pax* Paxille, *Pap* Papula, *Inf.Marg* Inframarginale, *M* Muskel des Ambulaeralskelets.

niveau in das Niveau der Rückenfläche direkt übergeht, gegliedert; auch trennt eine in mittlerer Höhe gelegene Längsfurche einen unteren inframarginalen Bezirk von einem supramarginalen. Die Bauchfläche wird durch eine in der Bauchfurche keilförmig vorspringende mediale Längsleiste in zwei Hälften geteilt. Auf der Rückenfläche springen in dichter Anordnung die Paxillen und zwischen ihnen die Papulae vor; lateral und lateroventral finden sich die Stacheln. Die Paxillen gleichen kurzen starren Cylindern, deren leicht verbreiterte konvexe Endfläche mit kleinen, vor allem randständig entwickelten, Dornen besetzt ist. Die Papulae sind weiche Schläuche von Fingerform, die als Kiemenanhänge gedeutet werden. Unter den Stacheln sind grössere, segmental gestellte, und kleinere, dicht verteilte, zu unterscheiden. Von grossen finden sich ventrolateral fünf oder vier, die gegen die Bauchfurche hin an Grösse abnehmen und in einer quergestellten Reihe, den erhöhten lateralen Regionen (Marginalwülste) entsprechend, angeordnet sind.

Die Reihe wird gegen den Rücken hin durch einen sehr kurzen, aber gleichfalls kräftigen, Stachel fortgesetzt. Der letztere ist als Supramarginalstachel, die ersteren sind als Inframarginalstacheln, zu bezeichnen. Die kleinen Stacheln bilden supramarginal nur niedrige, schuppenartige Erhebungen, die allein im Umkreis jedes Supramarginalwulstes ein wirklich stachelartiges Aussehen gewinnen. Inframarginal und ventral sind sie etwas grösser, vor allem soweit sie zur Bauchfurche gehören. Längs der ventralen medialen Längsleiste bleibt jederseits ein schmaler Bezirk stachelfrei. Hier sitzen die Füsschen an, welche von Tentakelform und sehr beweglich sind. Sie ordnen sich in zwei Reihen paarweise und zwar stehen sie dichter als die marginalen Wülste (ambulakrale Metamerie).

Die ganze, so mannigfaltig gegliederte, Aussenfläche wird ohne Unterbrechung vom niedrigen Epiderm überkleidet, das nur an der ventralen medialen Längsleiste, an den Füsschenenden, in den Querfurchen zwischen den Füsschen und dicht neben diesen in einem schmalen Längsstreifen, der also noch der Bauchfurche angehört, ferner lokal an der Stachelbasis, verdickt ist. Es bildet an der Längsleiste den radialen Nervenstreifen, zwischen den Füsschen die queren und neben denselben die paarigen lateralen Nervenstreifen. Die Füsschenspitze sondert sich vom übrigen Epithel als konische Endscheibe, so benannt nach der bei anderen Seesternarten vorherrschenden Form, die ein Ansaugen ermöglicht, was bei *Astropecten* jedoch ausgeschlossen ist. Die Verdickungen an der Stachelbasis sind nach ihrer Beschaffenheit Drüsenwülste zu nennen.

Das Enteroderm kommt in Form paariger kompliziert gebauter radialer Blindsäcke vor, die vom Magen, der in der Scheibe gelegen ist, ausgehen. Sie bestehen je aus einer longitudinal verlaufenden schmalen Röhre, von der seitlich taschenartige, wieder mit schmalen Ausbuchtungen besetzte, Divertikel entspringen (Röhrendivertikel). Die Wandungen der Divertikel berühren sich fast, ein inneres Lumen ist kaum entwickelt; es ist auch in der Röhre nur gering. Das Epithel ist von beträchtlicher Höhe.

Das Füllgewebe ist äusserst kompliziert gebaut. Zu unterscheiden ist zwischen einer dicken Bindegewebslage, die Skeletstücke und Muskeln eingelagert enthält (Cutis) und an der Larve durch lokale Zellauswanderung während der Gastrulation vom Urdarm aus entsteht, und zwischen peritonealem Gewebe im Umkreis von Cölarräumen, die einwärts von der Cutis liegen, sie aber auch lokal durchbrechen und sich von Urdarmausstülpungen (Enterocölbildungen) ableiten. Es sind vorhanden unpaare radiale Abschnitte des Hydrocöls oder Wassergefässsystems (Radialkanäle nebst Anhängen), sowie unpaare Fortsetzungen der Leibeshöhle der Scheibe (Armcölom). Ausserdem finden sich noch die sog. Perihaemalkanäle, die ontogenetisch vom Cölom aus entstehen. Wir betrachten zunächst die Cutis.

Die Cutis ist eine dicke Bindegewebslage, die sich rings unter dem Epiderm ausbreitet und von diesem nur längs des Hauptnervenstammes durch die Perihämalkanäle getrennt ist. An den Papulae und Füsschen ist sie sehr dünn, fehlt beziehentlich ganz (?, siehe spez. Beschreibung). Sie enhält kalkige Skeletstücke eingelagert und Muskeln, welche zur Bewegung jener dienen. Man unter-

scheidet Hauptskeletstücke, die meist beträchtliche Grösse haben, und Skeletanhänge, die jenen aufsitzen und nach aussen vorspringen. Das Hauptskelet besteht aus regelmässig angeordneten grossen Platten, die sich ventral und lateral vorfinden, und aus kleineren dicht verteilten Stücken, die dorsal vorkommen und je einer Paxille entsprechen (Paxillenstücke). Von Skeletplatten (Fig. 523) wieder unterscheidet man ambulakrale, interambulakrale und antiambulakrale. Die ambulakralen stehen in Beziehung zum Hydrocölsystem und finden sich im Bereich der Bauchfurche.

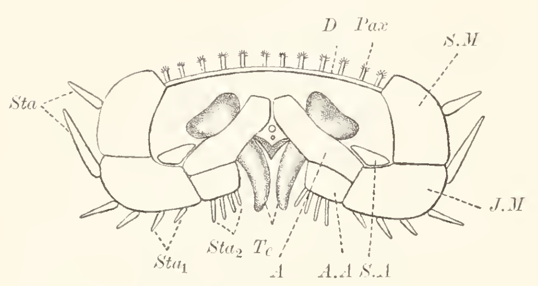


Fig. 523. *Astropecten aurantiacus*, Skelet des Armes. *A* Ambulacrale, *A.A* Adambulacrale, *S.A* Supraambulacrale, *J.M* Inframarginale, *S.M* Supramarginale, *Pax* Paxille, *Sta* Randstachel, Sta_1 Inframarginalstachel, Sta_2 Adambulacralstachel, *Te* Tentakel, *D* dorsale Armwand. Nach Ludwig.

Ueber dem Hauptnervenstamm stossen in zwei Längsreihen schräg gestellte Platten in etwa rechtem Winkel gegeneinander, ein Dach bildend, das den Nervenstamm, die Perihämalkanäle und den Radialkanal übergreift (Ambulakralplatten). Sie sind, in Hinsicht auf die Armlänge, kürzer als breit, berühren sich medial fast unmittelbar und stützen sich lateral auf kleinere schmälere Platten, die den lateralen Saum der Bauchfurche begrenzen (Adambulakralplatten), während ihnen gleichfalls lateral, aber auf der dorsalen Seite, noch kleinere sog. Supraambulakralplatten aufliegen. Die Ambulakralia bestimmen die ambulakrale Materie; es liegen die Supraambulakralia segmental, die Adambulakralia aber intersegmental; doch sind die letzteren in der Längsachse des Armes schräg gestellt und decken sich dachziegelartig derart, dass die auf ihnen entwickelten Adambulakralstacheln gleichfalls segmental zu liegen kommen.

Das interambulakrale Skeletsystem wird von grossen Platten repräsentiert, die seitwärts an alle drei ambulakralen Platten anstossen und den inframarginalen Wülsten entsprechen (Inframarginalia). Den supramaginalen Wülsten entsprechend liegen ihnen die Supramarginalia auf, die zum antiambulakralen Skeletsystem gehören. Infra- und Supramarginalia, zusammen Marginalia genannt, tragen die grossen und ganz kleinen Stacheln; die Schuppen kommen nur den letzteren zu. Dorsal wird das antiambulakrale System durch die Paxillenstücke ergänzt, die mit breiten Sockeln aneinander stossen und sich cylindrisch über die Körperoberfläche erheben. Sie tragen die kleinen Dornen, welche den Paxillen aufsitzen.

Als Skeletanhänge werden die Skeletstücke der Stacheln, Dornen und Schuppen bezeichnet. An der Ursprungsstelle derselben sind die Platten und Paxillenstücke gelenkhöckerartig erhöht. Alle Skeletstücke sind miteinander durch straffes faseriges Bindegewebe (Ligamente) verbunden, die an der Basis der Stacheln ringartige Scheiden, sog. Gelenkkapseln bilden, in denen die Stacheln beweglich eingefügt sind. Die Bewegung wird durch Muskeln bewirkt, deren Anordnung im betreffenden Kapitel besprochen wird.

Wir wenden uns nun zu den cölaren Räumen. Das Hydrocölsystem besteht aus dem longitudinal verlaufenden Radialkanal, aus den Zweigkanälen, den Ampullen und Füsschenkanälen. Die drei letztgenannten Bildungen sind paarig und entsprechend der ambulakralen Metamerie intersegmental, also zwischen den Ambulakralia, verteilt. Der Radialkanal liegt unmittelbar unter dem Dachfirst, der von den Ambulakralia gebildet wird. Er hat kreisförmigen Querschnitt, wird aber, entsprechend jedem Ambulakrale, durch den unteren Quermuskel, der ventral von ihm gelegen ist, stark eingeschnürt; der Quermuskel erscheint bruchsackartig in ihn eingesenkt. Die paarigen Zweigkanäle entspringen seitlich, opponiert gestellt, von ihm und ziehen gerade lateralwärts, wo sie in kurzer Entfernung, zwischen den Ambulakralia, sich jeder in zwei ungleiche Aeste, einen auf- und einen absteigenden, gabeln, die beide in einer Vertikalebene liegen und gegen die der anderen Seite unter geringem Winkel ventralwärts konvergieren. Vor der Gabelungsstelle finden sich in den Zweigkanälen ringförmige Klappen, die gegen die Gabelungsstelle hin gewendet sind. Sie umgrenzen einen schmalen aufrecht gestellten Spalt, der sich schliesst, wenn von der Gabelungsstelle her Flüssigkeit gegen die Klappe gepresst wird. Die Klappe verhindert also den Abfluss von Flüssigkeit in den Radialkanal, wenn die Ampulle sich kontrahiert, und bedingt somit eine Schwellung des Füsschens. Die Ampulle ist der dorsale Ast, der Füsschenkanal der ventrale Ast des Zweigkanals. Erstere stellt einen Sack dar, der sich in die Leibeshöhle einsenkt und hier sich in zwei kurze plumpe quergestellte Hörner gabelt. Letzterer ist schlank und tritt in ein Füsschen ein, hier noch von einer dünnen Cutisschicht (?) überzogen.

Das Cölom füllt den einwärts von der Cutis und von den Ampullen gelegenen Raum aus. Seine Wand ist speziell als Peritoneum zu bezeichnen. Soweit Peritoneum und Hydrocölwand aneinander stossen, muss von einem Disseppiment geredet werden, da das Hydrocöl einen Abschnitt des Enterocöls darstellt, gemäss dessen Gliederung der Körper in Segmente zerfällt, die allerdings bei den Echinodermen äusserlich nicht gesondert sind (siehe im allgemeinen Teil bei Architektonik). Am Peritoneum sind zu unterscheiden eine äussere Wand oder parietales Blatt, welches sich der Cutis anlegt, und eine innere Wand oder viscerales Blatt, das sich an die Enteronröhren anschmiegt. Verbunden sind beide durch die Mesenterien, welche an der Rückenseite entwickelt sind. Jedes Darmrohr wird von zwei kurzen Mesenterien getragen; jedes Mesenterienpaar schliesst zwischen sich einen Leibeshöhlenraum (Intramesenterialkanal), der sich an der Scheibe in deren grosse Leibeshöhle öffnet.

Schlauchartige Ausstülpungen des parietalen Blattes finden sich in den dorsal gelegenen, als Kiemenanhänge gedeuteten, Papulae. Hier ist die Cutis stark verdünnt, so dass Epiderm und Peritoneum fast unmittelbar aneinanderstossen. Von der strukturellen Beschaffenheit des Peritoneums sei hier nur erwähnt, dass sich dorsomedial im parietalen Blatte ein flacher Längsmuskel und, diesem aufgelagert, ein dünner sog. peritonealer Nervenstamm findet.

Epiderm, Cutis und parietales Blatt bilden zusammen das Ektosoma, Enteronröhren und viscerales Blatt das Entosoma. Das Hydrocölsystem gehört dem Ektosoma an.

Schliesslich bleibt noch ein eigenartiges Hohlraumsystem zu besprechen, das ontogenetisch vom Cölom sich ableitet, mit ihm aber am ausgebildeten Tier nicht mehr kommuniziert. Es ist das Perihämalkanalsystem, das ventral unter dem Epiderm entwickelt ist und vornehmlich von paarigen, dicht nebeneinander verlaufenden, Kanälen, die sich in der medialen Längsleiste zwischen Nervenstamm und Cutis einschieben, gebildet wird (Perihämalkanäle). Die Wand zwischen beiden Kanälen ist durch Bindegewebe der Cutis verdickt und in diesem bindigen Septum liegen zusammenhängende spaltartige Lücken (radiales Blutgefässgeflecht), das, wie es scheint, bei *Astropecten* in dauernder Beziehung zum Endothel der Perihämalkanäle steht. Entwicklungsgeschichtlich wurde (Macbride) für andere Formen erwiesen, dass es von den Perihämalkanälen aus entsteht. Vom radialen Geflecht gehen seitwärts Zweige bis gegen die Füsschenbasis hin.

Die Perihämalkanäle stehen miteinander durch kanalartige Unterbrechungen im oberen Teile des Septums, das sie trennt, in Verbindung. Sie geben segmental zwischen den Füsschen Zweigkanäle ab, die die queren Nervenstreifen begleiten und in zwei longitudinale Lateralkanäle auslaufen, die an die lateralen Nervenstreifen angelagert sind. Feinere Zweige gehen von den Zweigkanälen und von den Lateralkanälen in die Füsschen, wo sie unter dem Epiderm bis zur Endscheibe verlaufen.

Mit den Zweigkanälen des Perihämalsystems stehen durch aufsteigende Kanäle lakunäre Räume in Zusammenhang, die sich zwischen Cutis und Peritoneum im Umkreis des Cöloms ausbreiten (Peritoneallakunen). Sie sind am leichtesten nachweisbar an den Papulae, die sie proximal als weite Ringlakunen umgeben. Ihre Entstehung ist noch unbekannt.

Blutgefässe der Darmröhren finden sich dorsal im visceralen Blatt zwischen den Mesenterien als paarige longitudinale Gefässe eingelagert. Auf das komplizierte Blutgefässsystem der Scheibe kann hier nicht eingegangen werden.

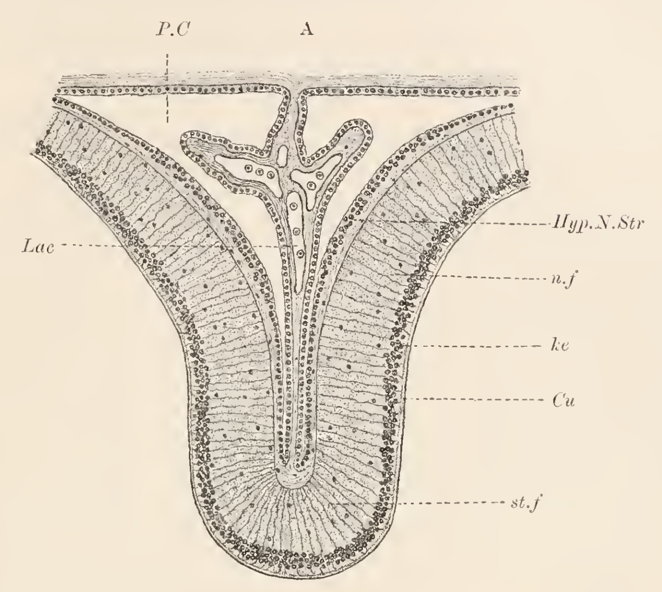
In den Perihämalkanälen ist die ventrale Wand, nahe dem Septum, flach wulstartig verdickt und enthält hier einen Nervenstamm; beide Wülste werden als hyponeurale Nervenstreifen bezeichnet. Sie sind vom Nervenstamm des epidermalen radialen Nervenstreifens nur durch eine sehr zarte Grenzlamelle, eine Bildung der Perihämalkanalwand, getrennt.

Epiderm.

Wir betrachten näher den radialen Nervenstreifen (Fig. 524), das Epiderm der Füsschen und das Flächenepiderm der Arme.

Nervenstreifen. Der Nervenstreifen besteht fast ausschliesslich nur aus Deckzellen und aus der Nervenlage. Die Deckzellen sind als Stützzellen ausgebildet. Bei Eisenhämatoxylinfärbung sieht man die dicke Nervenlage von leicht gewunden verlaufenden oder starren, an Anschnittstellen charakteristisch hakig umgebogenen, schwarzen Fasern (Stützfasern) durchsetzt, die an der Grenzlamelle mit eigentümlicher Verbreiterung fussartig enden, distal dagegen, unmittelbar unter der Cuticula, sich kurz pinselartig auffasern. Wenn die Schwärzung gut gelungen ist, sieht man eine geringe Zahl von Endfibrillen, unter denen eine, als direkte Ver-

längerung der Stützfaser, besonders deutlich hervortritt. Oft ist letztere allein geschwärzt; wahrscheinlich aber ist die Auffaserung eine reichlichere als mit Sicherheit festgestellt werden kann, denn



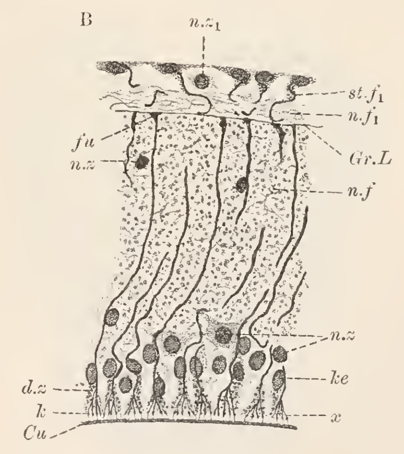


Fig. 524. *Astropecten aurantiacus*, radialer Nervenstreifen, A schematisiert, nach LUDWIG, B Stück desselben. *P.C* Perihämalkanal, *Lac* Blutlacunen, *Hyp.N.Str* hyponeuraler Nervenstreifen, *Cu* Cuticula, *d.z* Deckzellen, *k* äussere Körner an den Endfibrillen (*x*) der Stützfasern (*st.f*), *ke* Kerne der Deckzellen, *n.z* Nervenzellen, *n.f* Nervenfasern, $st.f_1$, $n.z_1$, $n.f_1$ desgl. aus dem hyponeuralen Streifen, *Gr.L* Grenzlamelle, *fu* Fuss der Stützfasern.

wir sehen die äussere Epithelgrenze durch eine fortlaufende Reihe von schwarzen Körnchen (Körnerschicht) markiert, zu deren jedem ein Zellfaden in Beziehung stehen dürfte. Die deutlich unterscheidbaren Fäden setzen sich, ungeschwärzt, auch über die Körnerschicht fort bis zu einer unweit verlaufenden glänzenden, ziemlich derben, Linie, die als Cuticula zu bezeichnen ist. An der medialen Kante des Nervenstreifens lassen sich an guten Präparaten zarte lange Geisseln nachweisen, die, wie es scheint, zu den hier gelegenen Deckzellen gehören (siehe auch bei Flächenepiderm). Schlussleisten kommen in Höhe der Körnerschicht, die die eigentliche Zellgrenze darstellt, vor, sind aber schwer zu unterscheiden.

In den Endkegeln liegen zwischen den Fäden kleine rötliche Pigmentkörner eingebettet, denen der Neuralstreifen seine Färbung verdankt. Sie nehmen Toluoidin und auch Eisenhämatoxylin an und sind von geringer, wechselnder Grösse. Der Kern liegt der Stütz-

faser innig an, am Beginn des Endkegels, wohl von einzelnen feinen Fäden desselben umgeben, selten weiter distalwärts, im Kegel selbst eingebettet. Er ist fast immer länglich, reich an Nucleom und mit einem kleinen, nicht immer wahrnehmbaren, Nucleolus, ausgestattet. Am weitesten entfernt er sich von der Oberfläche im mittleren Bereiche des Nervenstreifens. Aber immer liegt er ausserhalb der Nervenlage; Ausnahmen dürften nur in seltenen Fällen vorkommen.

Das Vorkommen von Sinneszellen im Nervenstreifen ist noch nicht völlig einwandfrei nachgewiesen, aber sehr wahrscheinlich. Drüsenzellen (Schleimzellen) kommen medial vereinzelt vor.

Die Nervenlage ist mächtig entwickelt. Sie beginnt unter der Kernzone der Stützzellen und erfüllt den breiten Raum bis an die Grenzlamelle. Sie besteht aus Nervenzellen und Nervenfasern. Letztere verlaufen in der Hauptsache longitudinal, erscheinen also bei der grossen Zartheit der Fasern als Punkte; quer verlaufende Fasern, die auf die Füsschen einstrahlen, herrschen an den seitlichen Partien des Neuralstreifens vor. Ein zartes lockeres Netzwerk verschieden orientierter feinster Fäden breitet sich zwischen den genannten Fasern aus, von Verzweigungen letzterer gebildet. Zwischen die distalen Abschnitte der Deckzellen dringen nur wenig Nervenfasern ein. Dagegen liegen die Nervenzellen in der Hauptsache hier oder wenigstens dicht unter den Kernen der Deckzellen; nur vereinzelte finden sich in der eigentlichen Faserlage. Meist ist die Grösse der Nervenzellen eine sehr geringe und im Umkreis des Kerns nur wenig Sarc, auch nichts von den Fortsätzen, wahrzunehmen. Dies erklärt sich aus der vorwiegend bipolaren, spindeligen Form der Nervenzellen, deren Fortsätze meist längs orientiert sind. Besonders gilt das für die in der Faserlage vorkommenden Zellen. Die Fortsätze sind an Isolationspräparaten am besten wahrzunehmen (Hamann). Manche Zellen haben beträchtlichere, wenn auch immer nur geringe, Grösse, zeigen einen deutlichen, dicht struierten, Körper, von dem mehrere, auf kurze Strecken zu verfolgende, Fortsätze nach verschiedenen Richtungen abgehen.

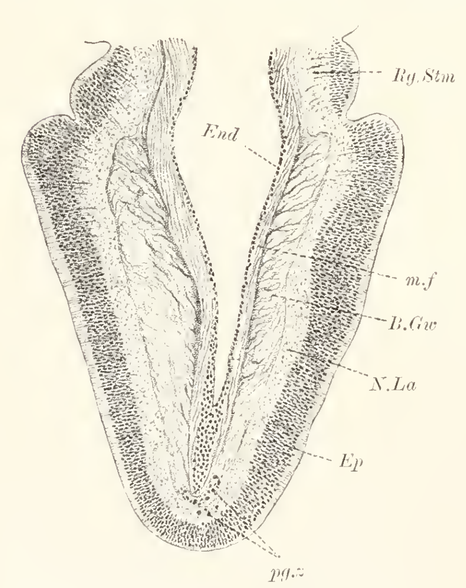


Fig. 525. *Astropecten aurantiacus*, Füsschenende. *Ep* Epiderm, *N.La* Nervenlage, *Rg.Stm* Ringstamm, *B.Gw* Bindegewebe, *m.f* Längsmuskelfasern, *End* Endothel, *pg.z* Pigmentzellen, zum Teil im *B.Gw*, zum Teil im *Ep*.

Füsschenepiderm. Das Füsschenepiderm (Fig. 525) schliesst sich strukturell eng an das der Nervenstreifen an. Es besteht allein (?) aus Stützzellen, die sich basalwärts in eine Stützfaser ausziehen, und aus der Nervenlage, die zwischen den Stützfasern entwickelt ist und Nervenfasern, sowie kleine Nervenzellen, enthält. Die Stütz-

zellen sind am längsten an der Endscheibe und zeigen hier die Kerne in vielen Schichten angeordnet. Die Nervenlage ist besonders im Umkreis der Endscheibe, als Ringstamm, stark entwickelt; im übrigen bildet sie Faserbündel, die vom Ringstamm aus radial auf die Endscheibe einstrahlen. Am Füsschenkörper wechselt die Höhe der Stützzellen, entsprechend einer Faltenbildung, die bei Kontraktion der Füsschen besonders deutlich hervortritt; immer ist aber der gleiche Bau wie an den Nervenstreifen nachweisbar. Die Nervenlage breitet sich gleichmässig zwischen den Stützfasern aus und enthält vorwiegend longitudinal verlaufende Fasern.

Die zahlreichen schmalen Kerne der Endscheibe dürften vielleicht zum grossen Teil zu Sinneszellen gehören, deren Existenz aber noch nicht sicher nachgewiesen erscheint. Spezifische Sinneshaare sind nicht zu unterscheiden. — An der Endscheibe kommen Pigmentzellen vor, die aber leicht als aus dem unterliegenden Bindegewebe eingewanderte mesodermale Zellen festzustellen sind.

Flächenepiderm. Das Flächenepiderm hat, wie es scheint, überall den Charakter eines Nervenepithels. Wir unterscheiden wieder stützzellartige Deckzellen vom geschilderten Bau, an denen indessen die Länge des basalen Stützfaserteils beträchtlich schwankt, und eine oft nur sehr schwach, stellenweise aber, so an den Lateralstreifen und anderorts, stärker entwickelte Nervenlage. Zwischen den Deckzellen kommen lokal, an den Drüsenflächen der Stacheln, Schleimzellen in grosser Menge vor, die aber sonst vollständig fehlen. Gelegentlich, so vor allem an den Enden der Paxillen, trifft man auf Pigmentzellen, die aus der Cutis eingewandert sind.

Die Deckzellen sind im allgemeinen kurz, nur wo die Nervenlage anschwillt höher. Strukturell zeigen sie nichts besonderes. Geisseln, die oft die Deckzellen an Länge übertreffen, scheinen allgemein verbreitet zu sein, werden aber oft, wohl infolge der Konservierung, vermisst. Man überzeugt sich stellenweis leicht von der Zugehörigkeit je einer Geissel zu einer Deckzelle.

Die Schleimzellen kommen allein an den Drüsenwülsten, hier aber in grossen Massen, vor und schieben sich einzeln zwischen die schlanken fadenartigen Deckzellen ein. Sie sind von cylindrischer Form, mit abgerundeten Enden. Gewöhnlich liegt das Sekret in verquollenem Zustande vor, erweitert dann die Zelle und lässt ein zartes Gerüst unterscheiden; eine Theka ist vorhanden. Der Kern liegt, wie es scheint, im Innern der Zelle. Je nach dem Verquellungszustand färbt sich das Sekret mehr oder weniger intensiv mit Hämatoxylin.

Die Nervenlage scheint nirgends völlig zu fehlen, wenn sie auch oft nur aus wenigen Fasern besteht. Die Fasern verlaufen zumeist in cirkulärer Richtung, in den Lateralstämmen aber longitudinal. Nervenzellen kommen vereinzelt vor.

Enteroderm.

Vom Enteroderm kommen in den Armen die paarigen Blindsäcke des Magens vor, über deren Form schon in der Uebersicht gesprochen wurde. Das Epithel besteht aus Nährzellen, Schleimzellen und Eiweisszellen, welch letztere am reichsten in der mittleren Röhre vorzukommen scheinen. Zur speziellen strukturellen Betrachtung wird

hier *Echinaster sepositus* gewählt, doch liegen bei *Astropecten* die Verhältnisse ähnlich.

Nährzellen. Die Nährzellen (Fig. 526) sind, wie auch die Drüsenzellen, sehr lange und sehr schlank cylindrische Elemente, mit zarter fädiger Membran, innerer Stützfibrille, basalwärts gelegenem Kern und einer Geissel, die in Verlängerung der Stützfibrille liegt. Sie verhalten sich, wie es scheint, durchwegs gleichartig, doch sind die Beobachtungen in dieser Hinsicht keine erschöpfenden. Membran und Stützfibrille sind bei Eisenhämatoxylinfärbung besonders im distalen Zellbereich gut zu unterscheiden; nur bedarf es sehr dünner Schnitte, da sonst wegen zu dichter Anhäufung der Zellen die einzelnen Elemente nicht scharf genug zu sondern sind. Am besten sieht man sie an Querschnitten der Zelle. Die Membranen bilden dann abgerundet sechseckige Maschen, die, wie manchmal deutlich hervortritt, von feinen dunklen Punkten, den Fadenquerschnitten, gebildet werden und im Innern die als grösseren schwarzen Punkt hervortretende Stützfibrille umschliessen. Die Membran wird am distalen Zellende durch Schlussleisten verstärkt; sie endet hier aber nicht, sondern erhebt sich als Kragen über das Epithelniveau. Das distale Kragenende ist nicht sicher zu unterscheiden, doch scheint es in der Höhe der gleich zu erwähnenden Geisselbulben zu liegen. Der Kragen ist genau so zart wie die Membran und gleich dieser als feine gerade Linie, die in Höhe und Tiefe weiterläuft, zu erkennen. Die Stützfibrille setzt sich über das Epithelniveau als starres Geisselfussstück fort, das am Ende zu einem länglichen Bulbus anschwillt; ein Basalkorn an der Zellgrenze ist nicht wahrzunehmen. Die Geissel selbst ist gleichmässig zart und schwärzt sich auch mit Eisenhämatoxylin. Sie wird oft an den Präparaten vermisst.

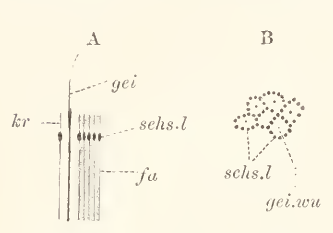


Fig. 526. *Echinaster sepositus*, Nährzelle der Röhrendivertikel, A längs, B quer in Höhe der Schlussleisten (*schs.l*). *gei* Geissel mit Fussstück, *fa* Faden der Membran, *gei.wu* Geisselwurzel, *kr* Kragen.

Neben der Stützfibrille und den Membranfäden sind weitere Gerüststrukturen nicht nachweisbar. Das Sarc besteht im Uebrigen aus Körnchen, die sich nur schwach färben und deren Grösse variiert. Der Kern ist kurz elliptisch, enthält gleichmässig verstreute Nucleochondren und einen kleinen Nucleolus. Durch Cuénot ist die Aufnahme von Nährstoffen von seiten der Nährzellen experimentell erwiesen worden.

Schleimzellen. Die Schleimzellen sind schlank cylindrisch mit leicht geschwelltem distalem Abschnitte. Wenn das Sekret verquollen ist, wie man es an den Präparaten oft beobachtet, erscheint die Zelle verdickt; bei unreifem Sekrete sind die Zellen besonders schlank und dann leicht zu übersehen. Eine Theka ist vorhanden und an den verschleimten Zellen wird auch ein inneres maschiges Gerüst sichtbar. Die Sekretkörner sind zunächst klein und dicht zusammengedrängt, so dass die Zelle fast homogen erscheint, und färben sich nur schwach. Im reifen Zustand sind sie grösser, verquellen sehr leicht und bilden dann grössere Ballen, Balken oder Bläschen, schliesslich einen homo-

genen Schleim, der sich verschieden intensiv färbt. Der Kern liegt basalwärts und stimmt mit dem der Nährzellen überein.

Eiweisszellen. Auch die Form der Eiweisszellen variiert nach der Sekretionsphase. Im unreifen Zustande sind sie oft fadenartig dünn, im reifen Zustande geschwellt. Das Sekret liegt immer in Körnerform vor, nur wechselt die Grösse der Körner; sie sind im reifen Zustande ziemlich gross. Ihre Anordnung ist eine regelmässig reihenförmige; oft sind nur 2 oder 3 Reihen zu erkennen. Wahrscheinlich wird diese Anordnung durch longitudinale Gerüstfäden bedingt, die aber nicht sicher zu unterscheiden sind. Der Kern zeigt nichts besonderes.

Die Blindsäcke bilden (Stone: *Asterias*) neben einem diastatischen und fettspaltenden Ferment auch ein dem Trypsin verwandtes Ferment, sind also in gewissem Sinne dem Pankreas der Vertebraten vergleichbar. Glycogen wird nicht gespeichert, also ist die nicht selten angewendete Bezeichnung „Leberschläuche“ für die Blindsäcke in keiner Hinsicht haltbar. Das Sekret reagiert schwach sauer.

Cutis.

Als Cutis wird die Gesamtheit von Muskulatur, Skelet und Bindegewebe bezeichnet, die durch diffuse Füllgewebsbildung an der gastrulierenden Larve vom Entoderm aus entsteht. Alle drei Bildungen sind meist deutlich von einander gesondert, selten und nur in geringem Maasse untereinander vermischt. Demnach gliedert sich die Cutis in einzelne charakteristische Skeletstücke, die durch Ligamente und Muskeln verbunden und bewegt und gleichzeitig von straffem Bindegewebe, mit Ausnahme der Stachelstücke, eingehüllt werden. Strukturell lassen sich unterscheiden: Muskelgewebe, Skeletgewebe und Fasergewebe. Wir beginnen mit dem ersteren.

Muskelgewebe. Von Muskeln sind folgende vorhanden. Zwischen jedem Paar der Ambulakralstücke finden sich ein oberer und ein unterer Quermuskel (ambulakrale Quermuskeln), von denen der erstere über dem Radialkanal, ziemlich dicht am Peritoneum, der untere unter dem Radialkanal, in der bereits in der Uebersicht geschilderten Lage gelegen ist. Zwei aufeinander folgende Ambulakralstücke sind durch dünne seitlich gelegene Längsmuskeln (ambulakrale Längsmuskeln) verbunden. Diese Muskeln sind die einzigen gemischten; zwischen ihre Fasern schieben sich straffe Bindefasern ein. Zwischen den Ambulakral- und Adambulakralstücken liegen die schief absteigenden Ambulakro-Adambulakralmuskeln; ferner giebt es zwischen den Adambulakralia die adambulakralen Längsmuskeln und zwischen den genannten Stücken und den Superambulakralia die Adambulakro-Superambulakralmuskeln, die steil aufsteigen. Muskeln gegen die Marginalplatten hin und zwischen diesen fehlen. Dagegen finden sich schwache Muskelzüge an der Basis der Stacheln, die von der Körperwand gegen die Stacheln hin, dicht unter dem Epiderm, einstrahlen (Stachelmuskeln) und zur Bewegung der Stacheln dienen.

Die Muskeln werden von glatten Muskelfasern gebildet, die mehr oder weniger deutlich zu Bündeln, durch spärlich zwischengelagertes Bindegewebe, angeordnet sind. Bindige Scheiden fehlen

vollständig und die an den ambulakralen Längsmuskeln vorkommende Einlagerung von Bindefasern erscheint nur als eine Durchmischung von Muskel und Sehne, ist nicht als Perimysium zu deuten. Die Muskelfasern sind von rundlichem, nur wenig abgeplattetem. Querschnitt und lassen gelegentlich eine hellere Sarcachse von einer dunkel schwärzbaren Rinde, welche die Myofibrillen enthält, unterscheiden. Der Kern liegt der Faser innig an und ist von länglicher Form. Ein kleiner Nucleolus tritt scharf hervor. Die Fasern laufen in spitze Enden aus, die vielleicht in vielen Fällen (ob immer?) dichotom aufgeteilt sind. Sie greifen bündelweis zwischen die peripheren Gittermaschen der Skeletstücke (Fig. 527) ein und erscheinen an diesen vermittelst der bindigen Scheiden des Bildungsgewebes, die hier kräftig entwickelt sind und zwischen den Muskelbündeln regelmässige Arkadenverbindungen bilden, festgeheftet.

Skeletgewebe. Ueber die einzelnen Skeletstücke wurde schon in der Uebersicht gesprochen. Jedes Skeletstück besteht aus dem Kalkskelet, welches in Form eines dreidimensionalen Gitterwerkes

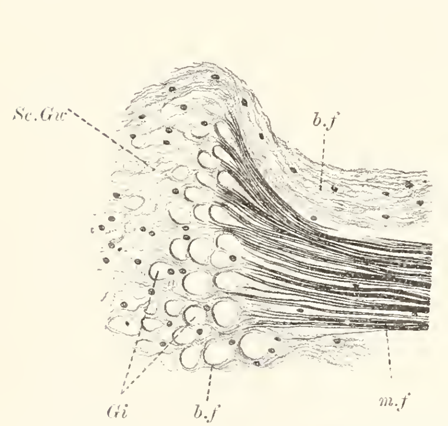


Fig. 527. *Astropecten aurantiacus*, Anheftung des ambulacralen Quermuskels an einem Ambulacrale *m.f* Muskelfasern, *Gi* Lücken des Skeletgitters, *b.f* Bindefasern, *Sc.Gw* Skeletgewebe.

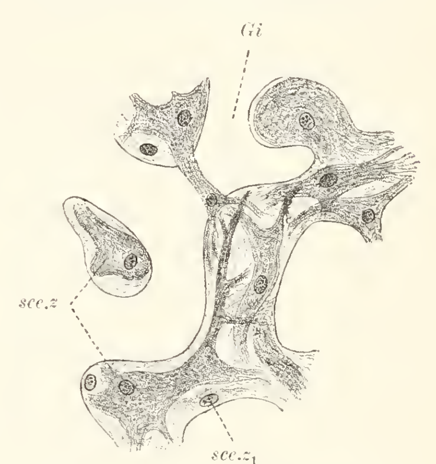


Fig. 528. *Astropecten aurantiacus*, Skeletgewebe. *Gi* Gittermaschen des Kalkskelets, *sce.z* skeletbildende Bindezellen zwischen den Gittermaschen, $sce.z_1$ desgl. unscharf begrenzt, wandständig.

entwickelt ist, und aus dem zelligen Bildungsgewebe (Fig. 528), das in den Maschen des Gitters liegt. Das Kalkskelet ist frei von organischen Einlagerungen und hinterlässt am entkalkten Material helle kanalartige und rundbegrenzte Lücken, die untereinander zusammenhängen. Der Kalk wird nach Art einer Grundsubstanz zwischen den verästelten, strangartig gruppierten. Bildungszellen abgelagert und hat, wie aus Schliffen hervorgeht, ein feinkörniges Gefüge.

Der Anlage nach ist jedes Skeletstück eine einheitliche Bildung. Zunächst entsteht ein kleiner Kalkstab, der sich gabelt und nach und nach zu dem dreidimensionalen Netzwerk, durch fortgesetzte neue Ablagerung von Kalksalzen an den freien Enden, auswächst. An besonders regelmässig gebauten Skeletstücken betragen die Gabelungswinkel 120° und die Form der Maschen ist, wenigstens zuerst, eine hexagonale. An den Stacheln entsteht zunächst eine erst sternförmige, dann einem

sechsspeichigen Rädchen vergleichbare, Basalplatte. Auf dieser erheben sich ein centrales, sowie drei periphere, basal gegabelte, Säulchen, die untereinander durch quere Balken zusammenhängen. Letztere ordnen sich übereinander in rechts gewundener Spirallinie an (LUDWIG).

Das Bildungsgewebe zeigt verästelte Bindezellen in Strängen angeordnet, die von einer zarten homogenen Lamelle gegen die Skeletbalken hin abgegrenzt werden. Die Bindezellen erscheinen als selbständige Gebilde einwärts von der Lamelle, die nur sehr geringe Neigung zur Färbung mittelst der VAN GIESONmethode zeigt. Eine Struktur ist in ihr nicht sicher nachweisbar; von den Zellfortsätzen erscheint sie völlig gesondert. Die Form der Zellen variiert bedeutend. Sie sind sternförmig oder spindelig, und die Fortsätze teilen sich wieder. Der Zellkörper ist zum Teil ansehnlich entwickelt, zum Teil nur klein; es finden sich alle Uebergänge zu plumpen sarcreichen Zellen mit gedrungenen kurzen Fortsätzen. Im Sarc erkennt man eine fädige Gerüststruktur und gelegentlich vakuoligen Bau; Körner werden vermisst. Der kleine Kern ist kuglig oder oval geformt und enthält einen deutlichen Nucleolus. Zellen mit zwei Kernen sind nicht selten.

In den Strängen des Bildungsgewebes kommen auch Pigmentzellen vor, die gelbe glänzende Pigmentkörner enthalten. Sie sind am häufigsten in den Stacheln und Paxillen und dringen hier in das Epiderm vor, wo sie sich zwischen den Deckzellen verästeln.

Fasergewebe. Dieses ist ausgezeichnet durch reiche Entwicklung derber Bindefasern (Fig. 529) von fibrillärem Bau, deren Anordnung eine sehr regelmässige ist. Man studiert es am besten an Präparaten, die nach der VAN GIESON-Methode gefärbt sind; die Fasern treten dann durch intensiv rote Farbe scharf hervor. Sie umkleiden die Skeletstücke und verbinden sie untereinander, sind aber auch sonst im ganzen Umkreis des Armes unter dem Epiderm, nach Art einer Wirbeltiercutis, entwickelt und nur an den Stacheln, an deren Basis sie die Gelenkkapseln bilden, äusserst schwach, als dünne locker fibrilläre Grenzschicht gegen das Epiderm hin, ausgebildet. An den Paxillen verhalten sie sich dagegen wie an den übrigen Armflächen. Während an den Stacheln kein schroffer Gegensatz gegen das Skeletgewebe vorliegt, insofern die feinfibrilläre Bindesubstanz hier unmerkbar in die zarten Membranen des letzteren übergeht und sich auch färberisch ähnlich verhält, nämlich nur sehr schwach sich rötet, ist im übrigen Bereich der Unterschied sehr auffallend; doch geht auch hier die Bindesubstanz in die Lamellen über.

An diesen Uebergangsstellen ist das Fasergewebe am besten zu studieren. Hier lockern sich die Fasermassen auf und umschliessen maschenartig die äusseren Balken des Skeletstücks, das derart fest in die Cutis eingebettet ist. Die Fasern weichen mehr und mehr auseinander, werden dünner und verschwinden rasch in den nur schwierig nachweisbaren Lamellen. In umgekehrter Richtung nehmen die Bildungsstränge an Mächtigkeit ab und lösen sich in einzelne Zellen auf, die in der dichten Fasermasse nur spärlich vorhanden sind. Wie anderorts sehen wir auch hier, dass reiche Faserentwicklung mit geringer Zellenmenge Hand in Hand geht.

Die Fasern sind von beträchtlicher Stärke und bestehen aus Fibrillen, die sie untereinander austauschen. Ein freies Faserende giebt es daher innerhalb der Fasermassen nirgends. Die elementare

Struktur ist die Fibrille, die Faser erscheint nur durch die zufällige Anordnung jener bedingt, und die Fibrillen sind wiederum nur als Verdichtungen einer homogenen Grundsubstanz zu betrachten, die sie

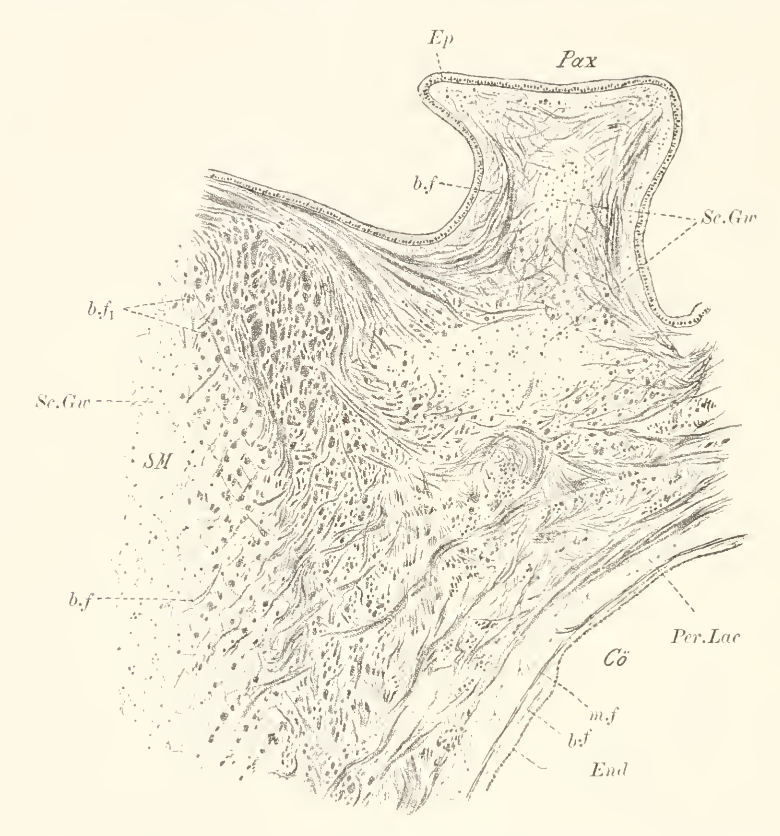


Fig. 529. *Astropecten aurantiacus,* Stück eines Armquerschnitts, zur Darstellung des Fasergewebes. *Pax* Paxille, *S.M* Supramarginalplatte, *Cö* Cölom, *Ep* Epiderm, *End* Endothel, *Per.Lac* Peritoneallacunen, *Sc.Gw* Skeletgewebe, *b.f* Bindefasern, $b.f_1$ desgl. quer, *m.f* Muskelfasern des Peritoneums.

gleichsam als Kitt untereinander zusammenhält. Es fällt ungemein schwer, die Anordnung der Fasern genau zu analysieren; im allgemeinen lässt sich nur sagen, dass ein zur Oberfläche des Skeletstücks oder zum Epiderm paralleler Verlauf überwiegt, ein dazu senkrechter Verlauf dagegen ganz vermisst wird, vielmehr die auf das Skeletstück einstrahlenden Fasern in schräger Richtung an dieses herantreten. Wir haben deshalb zu unterscheiden zwischen flächenhaft geordneten und schräg ansteigenden Fasern. In diesen beiden Hauptrichtungen lassen sich wieder Systeme bestimmt orientierter Fasern unterscheiden, die sich entweder bündelweis oder einzeln durchflechten. Einzeln, und zwar sehr regelmässig gestellt, sind die Fasern nur in unmittelbarer Umgebung der Skeletstücke, soweit sie in deren Randzone eingesenkt sind. Wir finden hier die flächenhaft verlaufenden Fasern in gleichen Abständen von einander, rhombische Maschen bildend, und das Gleiche gilt von den schrägeinstrahlenden Fasern,

die jene durchflechten. Im weiteren Verlaufe sammeln sich beide Faserarten zu Bündeln. Unter den flächenhaft verlaufenden sind wieder cirkuläre und longitudinale zu unterscheiden; doch scheinen die Faserbündel eine bestimmte Verlaufsrichtung nicht lange einzuhalten, was dadurch weniger auffällig wird, dass sie an sich schon wellig, wohl auch spiralig, gekrümmt verlaufen. Der Fibrillenaustausch erfolgt zwischen den Fasern verschiedener Orientierung und dieses Moment trägt auch dazu bei eine lokal gegebene Verlaufsrichtung bald zu verwischen.

Eine geschlossene dichte Grenzlamelle gegen das Epiderm und Peritoneum hin fehlt überall, wo die Cutis entwickelt ist; die Fasern sind an den Grenzflächen nur etwas zarter. Zwischen den Fasern liegen die vereinzelten Bindezellen, die immer einen nur kleinen Zellkörper und zarte Fortsätze erkennen lassen, im übrigen wie im Skeletgewebe gebaut sind. Wahrscheinlich stehen sie untereinander in Kontakt, wenn auch nicht in direktem Zusammenhang. Pigmentzellen kommen im Fasergewebe wohl nur an den Stacheln vor, wo es ja überhaupt sich vom Skeletgewebe nicht so scharf strukturell sondert.

Peritoneum.

Als Peritoneum ist alles Deck- und Füllgewebe zu bezeichnen. das sich von den larvalen Cölomdivertikeln ableitet, also die Wandung des Hydrocöls und Cöloms. Die sich berührenden Flächen beider Räume repräsentieren ein Disseppiment. Zunächst soll die Hydrocölwand, dann die Cölomwand, das Peritoneum im engeren Sinne, besprochen werden.

Hydrocöl. Ueber die Gliederung des Hydrocöls wurde schon in der Uebersicht gesprochen. Die Beschaffenheit der Wandung ist im wesentlichen überall die nämliche. Wir finden ein inneres Endothel, eine mittlere Muskellage und eine äussere Bindegewebslage. Das Endothel besteht aus niedrigen Zellen mit kleinem Kern und mit je einer zarten langen Geissel, die an den Präparaten nicht immer erhalten ist. Das distale Zellende ist immer breit, das basale gelegentlich deutlich fadenartig (siehe unten bei Cölomwand näheres). Mannigfaltiger ist die Beschaffenheit der Muskellage. Am Radialkanal sind äusserst zarte Ringfasern, wenigstens an der dorsalen Seite, mit Sicherheit zu beobachten, denen ein kleiner Kern anliegt. An den Zweigkanälen sind gleichfalls Ringfasern, in kräftigerer Entwicklung, vorhanden, die zu jenen rechtwinklig verlaufen und auch den Klappen zukommen. Die Fasern der Ampullen verlaufen längs im äusseren Bereiche, wo sie mit dem Füsschenkanal zusammenhängen; an den Hörnern sind sie als Ringfasern entwickelt. Sie sind charakteristisch gestaltet, bilden nämlich hohe schmale Bänder, die wie die Blätter eines Buches dicht nebeneinander stehen (Fig. 530). Gegen das Endothel hin erscheinen sie ein wenig verdickt; sie dürften aus einer Doppellamelle kontraktiler Fibrillen bestehen. Die länglichen Kerne liegen ihnen seitlich innig an; das genauere Verhalten beider zu einander ist nicht sicher ermittelt. Die Fasern sind sehr schwer von einander zu isolieren, doch liess sich Bindesubstanz zwischen ihnen färberisch nicht nachweisen; nur verästelte Bindezellen kommen vereinzelt vor. Am Füsschenkanal ist das Verhalten der Muskulatur von dem in der Ampulle völlig abweichend. Die Fasern

lassen sich leicht isolieren, sind sehr lange und schmale Bänder, die longitudinal verlaufen und den kleinen länglichen Kern, der einen deutlichen Nucleolus enthält, in sich eingesenkt zeigen. Sie sind mehrschichtig geordnet, und werden durch reichlich entwickelte verästelte Bindezellen zusammengehalten; die Enden dürften wohl der Grenzlamelle aufliegen. Gegen die Endscheibe hin ordnen sie sich einschichtig.

Das Bindegewebe ist am Ringkanal, wenigstens auf der dorsalen Seite, nur als zarte Lamelle von fibrillärer Struktur entwickelt, im übrigen aber kräftiger, als derbe Faserschicht, deren Fasern rechtwinklig zu den Muskelfasern verlaufen, ausgebildet. Zwischen den Fasern, die fibrillären Bau zeigen und denen der Cutis durchaus

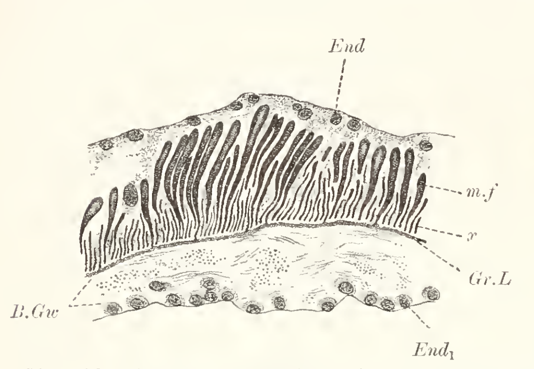


Fig. 530. *Astropecten aurantiacus*, Anschnitt einer Ampulle. *End* Endothel der Ampulle, *m.f* Längsmuskelfasern, *x* Ende einer solchen, End_1 Endothel des Peritoneums, *B.Gw* Bindegewebe, *Gr.L* Grenzlamelle.

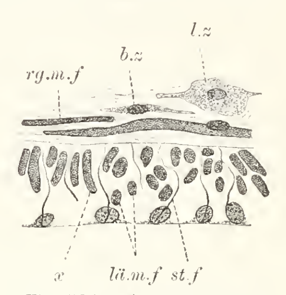


Fig. 531. *Astropecten aurantiacus*, dorsales Peritoneum des Armes. *st.f* Stützfaser einer Endothelzelle, *lä.m.f* Längsmuskelfasern im Endothel, *x* desgl. schräg getroffen, *rg.m.f* Ringmuskelfaser, *b.z* Bindezelle, *l.z* Lymphzelle.

gleichen, nur immer relativ zart sind, finden sich vereinzelte Bindezellen. Eine kräftige Ringfaserschicht zeigen die Füsschen, denen bei anderen Seesternen auch eine Längsfaserschicht zukommen kann, vor allem stark entwickelt an der Endscheibe, wo sie zu einer dicken Lage anschwillt und hier reichlich Zellen, auch Pigmentzellen, enthält. Die Faseranordnung ist, entsprechend der Anhäufung der Zellen, eine lockere. Es bleibt übrigens fraglich, ob sich an der Bildung des Bindegewebes der Füsschen nicht auch die Cutis beteiligt. — An der Grenze zur Cutis geht das Bindegewebe direkt in diese über; an den Ampullen tritt es in direkte Berührung mit dem Bindegewebe der Cölomwand (siehe unten).

Cölom (Peritoneum). Das Peritoneum besteht aus einem stellenweis hoch differenzierten Endothel, einer Ringmuskellage und einer Bindegewebslage. Die Ringmuskellage fehlt am Disseppiment; leicht zu konstatieren ist sie dorsal und lateral; auch die Papulae, an denen ausserdem noch längs verlaufende Fasern vorkommen, weisen sie auf. In das Endothel ist im mittleren dorsalen Bereiche eine Längsmuskellage (Fig. 531) eingelagert; auf dieser soll, nach Cuénot, auch eine Nervenlage vorkommen. Das Endothel hat somit den primitiven Charakter eines Cnidarierepithels. Von euepithelialen Zellen sind nur Deckzellen vorhanden, die an den niedrigen Stellen des Endothels, z. B. auf den Disseppimenten, von geringer Höhe sind, sonst aber einen distalen breiten Endabschnitt, der

den Kern enthält, von einem basalen faserartigen Abschnitt, der an den dickeren Endothelstellen direkt als Stützfaser erscheint, unterscheiden lassen. Jede Zelle trägt eine zarte lange Geissel. Die Längsmuskelfasern liegen zwischen den Stützfasern in mehrfacher Schicht übereinander. Sie besitzen eigene Kerne, sind lang und von rundlichem Querschnitt. Sie kommen nur im mittleren dorsalen Bereiche vor (dorsaler peritonealer Längsmuskel). Nervenfasern und Nervenzellen wurden auf ihnen durch Cuénot nachgewiesen (dorsaler peritonealer Nervenstamm).

Die basalen Deckzellenden haften an einer dünnen faserigen Grenzlamelle, in welche vereinzelt Zellen eingelagert sind (Bindegewebslage). Vermutlich sind auch die Enden der Längsmuskelfasern an der Lamelle fixiert. Stellenweise tritt die Lamelle deutlicher hervor, so an den Disseppimenten und an den Papulae, und erweist sich dann längsfaserig struiert. Die Ringmuskelfasern liegen ihr aussen an, gegen die Cutis hin. Sie sind an den Papulae als vereinzelte schmale Reifen bei Eisenhämatoxylinfärbung deutlich zu erkennen; dorsal und lateral an der Cölomwand treten sie gleichfalls scharf hervor, wohl überall aber nur als einfache Lage; am Disseppiment fehlen sie. Ihre Beschaffenheit ist gleich der der Längsmuskelfasern.

Das viscerale Peritoneum wird gebildet vom geisseltragenden Endothel und einer nur schwachen Bindegewebslage. Das Endothel stimmt mit dem der Ektopleura überein, konnte hier aber, und zwar bei *Echinaster sepositus*, genauer untersucht werden. Dabei zeigte sich sehr deutlich ein typischer Cnidarierepithelcharakter. Zwischen den basalen Stützfasern der Endothelzellen liegen in mittlerer Höhe Nervenzellen und Nervenfasern (Nervenlage) und basal Muskelzellen mit den zugehörigen Fasern. Die Endothelzellen ähneln den Stützzellen des Epiderms. Ein breiter Endkegel, der den Kern enthält und eine Geissel trägt, setzt sich in eine Stützfaser fort, die an der Grenzlamelle inseriert, deren Fibrille aber auch im Endkegel zu unterscheiden ist und in die Geissel ausläuft; ausserdem zweigen hier noch einige feinere, oft nicht deutlich zu unterscheidende, Fäden von ihr ab, die neben dem Kern zur Zelloberfläche verlaufen. Schlussleisten sind vorhanden. Die Nervenlage besteht aus wenigen Zellen und Fasern, doch sind gerade die Zellen stellenweis sehr schön zu beobachten und stimmen mit den ektodermalen überein. Von einem länglichen Zellkörper gehen einige Fortsätze aus, die auf den Muskelfasern sich ausbreiten. Das Sarc ist von dichter Struktur, der Kern verhältnismässig gross und mit grossem Nucleolus ausgestattet. Die Muskellage besteht aus schwachen Muskelfasern, die mehrschichtig angeordnet und nicht sämtlich gleich orientiert sind. Den Fasern liegt ein eigner Kern an.

Die Bindegewebslage enthält, wie es scheint, cirkulär verlaufende Fasern, zwischen denen verästelte Bindezellen liegen. Die paarigen Mesenterien jedes Darmblindsackes zeigen nichts besonderes.

Perihämales Kanalsystem. Die Wandung der Perihämalkanäle gleicht im wesentlichen der des Cöloms. Man unterscheidet ein niedriges Endothel und eine meist sehr zarte Bindegewebslage (Grenzlamelle). Das Endothel zeigt Epithelcharakter an den hyponeuralen Nervenstreifen (siehe Uebersicht und Fig. 524); nur fehlt hier die Muskellage, die wohl nirgends zur Entwicklung kommt.

Die Deckzellen ziehen sich basal zu gewunden verlaufenden Stützfasern aus, zwischen welchen Nervenzellen und Nervenfasern (Nervenstamm) gelegen sind. Es ist nicht sicher bekannt, welche Teile durch die Nervenfasern der hyponeuralen Streifen innerviert werden. An den übrigen Stellen ist das Endothel sehr flach und eine Nervenlage nicht zu unterscheiden.

Im Septum, welches beide Perihämalkanäle von einander trennt und von deren Wandungen, wohl unter Teilnahme der Cutis, gebildet wird, ist die Bindegewebslage stark verdickt und enthält das radiale Blutgefässgeflecht eingelagert. Die Konturen des Septums sind unregelmässige, vielfach stark eingekerbte; das Endothel senkt sich grubenartig in das Bindegewebe ein und die Grubenenden setzen sich in Zapfen oder Reihen von Zellen fort, welche zu den Blutgefässlakunen in Beziehung stehen. In den Gruben wird das Endothel meist von dicht gedrängt liegenden kubischen Zellen gebildet, während anderorts die Zellen stark abgeplattet sind. Das Endothel der Septen nimmt in besonders reichem Maasse injiziertes Ammoniakcarmin auf, erscheint also als Speicherniere. Uebrigens besitzt in geringerem Maasse das Endothel aller Cölomräume dies Vermögen (Cuénot). Direkt als Speichernieren sind ferner zu bezeichnen: das Axialorgan und die Tiedemann'schen Körperchen in der Schelbe.

Perihämales Kanalsystem und Blutgefässsystem sind im ganzen Tiere, mit Ausnahme des Blutgefässgeflechts am Darme, ebenso aneinander gebunden, wie es an den Armen der Fall ist. Die Blutgefässe liegen in Septen, die in die Perihämalkanäle vorspringen, oder, wenn letztere paarig sind, wie am oralen Ringe, sie von einander trennen. Der Zusammenhang mit dem Endothel der Kanäle scheint gewöhnlich nur embryonal nachweisbar zu sein. Ebenso wie zu den Blutgefässen verhalten sich die Perihämalräume auch zu den Gonaden, deren Zellen sich in den Genitalsträngen ebenfalls von ihrem Endothel ableiten. Blutgefässe und Gonaden erscheinen daher ihrer Entstehung nach innig miteinander verwandt und man findet Blutgefässe, die man auch als sterile Genitalstränge bezeichnet hat, immer mit den Gonaden gemeinsam gelagert.

Die peritonealen Lakunen, die mit den Lateralkanälen des perihämalen Kanalsystems durch aufsteigende Kanäle lateral neben den Ampullen in Verbindung stehen, scheinen kein geschlossenes Endothel zu besitzen. Man erkennt nur spärlich verteilte, verschieden gestaltete. Zellen, die dem glattbegrenzten, anstossenden Gewebe, also einerseits der Cutis, andererseits dem peritonealen Bindegewebe, anliegen. Ueber die Bildung dieser Lakunen ist noch nichts bekannt. Funktionell sind sie wohl als Lymphräume aufzufassen.

Lymphe und Lymphzellen, Pigmentzellen.

In allen cölaren Räumen und in den von diesen abzuleitenden Blutgefässen, sowie in den Lymphräumen, findet sich eine wasserklare Flüssigkeit von gleichartiger Beschaffenheit, die aus Seewasser mit beigemengten eiweissartigen Stoffen in geringer Menge besteht (Cuénot). In der Flüssigkeit oder der Wand an liegen Lymphzellen (Leukocyten), die sich durch lange Pseudopodien amöbenartig zu bewegen und Fremdkörper, z. B. injizierte Tusche, aufzunehmen vermögen (Phagocyten). Ein Teil der Leukocyten enthält gelbe, nicht acidophile,

Körnchen und entbehrt dann des Vermögens der Phagocytose. Diese Elemente erscheinen verwandt mit den mit gelblichen glänzenden Pigmentkörnern ausgestatteten Pigmentzellen, die man lokal im Bindegewebe (z. B. Füsschen) oder im Epiderm antrifft (siehe dort).

Die Neubildung der Leukocyten soll, nach Cuénot, nur durch Teilung der vorhandenen Elemente sich vollziehen. Die mit Fremdkörpern beladenen Phagocyten wandern durch die Gewebe der Papulae (Kiemenschläuche) nach aussen aus (Diapedese); an solchen Elementen wurde Kernvermehrung beobachtet.

XIX. Echinoderma. B. Crinoidea.

Antedon rosacea Linck.

Uebersicht.

Der Querschnitt eines Armes hat die Form einer Ellipse. An der oralen, dem Munde zugekehrten, Seite, welche der einen Schmalseite der Ellipse entspricht, findet sich eine Einbuchtung (Nahrungsfurche), die der Ventralfurche des Seesternarms vergleichbar ist und von den in zwei Längsreihen angeordneten, dicht aufeinander folgenden, Tentakelchen eingesäumt wird. In regelmässigen Abständen entspringen seitwärts, dicht neben der Nahrungsfurche, alternierend die langen Pinnulae, die im wesentlichen den gleichen Bau wie der Arm zeigen. Entsprechend jeder Pinnula ist der Arm ein wenig geschwellt, was auf Querschnitten nicht zum Ausdruck kommt. Im übrigen ist der Arm glatt begrenzt.

Aussen liegt das Epiderm, das am Boden der Nahrungsfurche den Nervenstreifen (Fig. 532) bildet. Hier finden sich stützzellartig ausgebildete Deckzellen, die jede eine Geissel tragen, untermischt mit reichlich vorhandenen Schleimzellen und mit Sinneszellen (Hamann). Basal zwischen den Stützfasern liegen einzelne Bündel von longitudinal verlaufenden Nervenfasern mit wenigen Nervenzellen; sie bilden einen nur schwach entwickelten Nervenstamm. Zwischen den Bündeln finden sich auch häufig eingewanderte Lymphzellen, die mit grossen glänzenden gelben Körnern und Schollen beladen sind.

An der medialen Seite der Tentakelchen und an deren scharf abgesetzter länglicher Endspitze ist das Epiderm wie am Nervenstreifen beschaffen, wird nur direkt an der Spitze niedriger. Es finden sich der Furche zugewendet dünne cylindrische Erhebungen (Sinnespapillen), die von sehr langen Sinneszellen (?) gebildet werden und starre Tastborsten tragen. Im übrigen Bereich des Armquerschnitts ist eine Nervenlage, wie es scheint, nirgends entwickelt; dagegen treten Nerven aus der Cutis (siehe unten) an das Epiderm an Stellen heran, wo Gruppen von Sinneszellen vorhanden sind (Hamann) und papillenartig vorspringen (Armpapillen). Unter dem Flächenepiderm, wie das nicht zur Nahrungsfurche gehörige, der Geisseln entbehrende, Körperepithel zu nennen ist, fehlt eine scharfe Grenzlamelle. Die unterliegende Cutis ist hier als Skeletgewebe (siehe unten) entwickelt

und zeigt vielfach eine wellige Grenzkontur; über den Wellenbergen ist das Epiderm stark abgeplattet. Ausserdem dringen, besonders lateral und gegen die Nahrungsfurche hin, vielfach mit Körnern be-

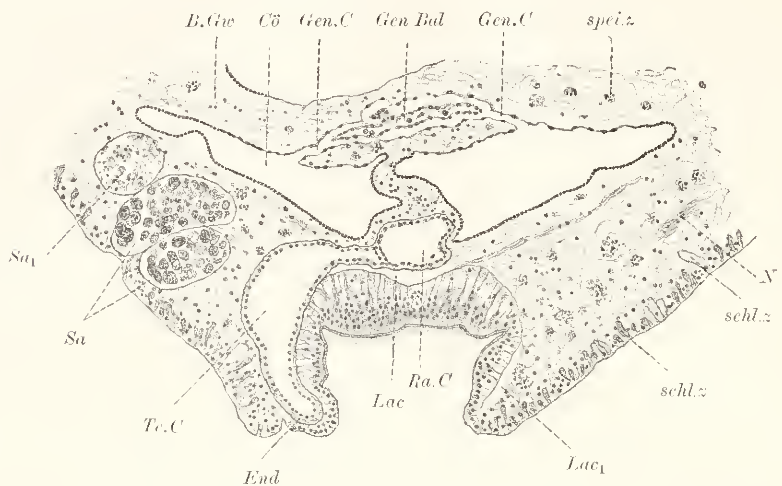


Fig. 532. *Antedon rosacea*, Nahrungsfurche eines Arms und Umgebung. *schl.z* Schleimzellen des Epiderms, *N* Nerv, *Lac* Blutlakune über dem Nervenstreifen, Lac_1 Zweig derselben, zur Tentakelspitze verlaufend, *Ra.C* Radialkanal, *Te.C* Tentakelkanal, *End* Endothel desselben und Grenzlamelle, *Cö* Ventralkanäle des Cöloms, *Gen.C* Genitalkanal, *Gen.Bal* Genitalbalken, *B.Gw* Bindegewebe, *Sa* Sacculi, Sa_1 desgl. in Degeneration begriffen, *spei.z* Speicherzelle.

ladene Lymphzellen in das Epiderm ein und verwischen oft die scharfe Grenzlinie gegen die Cutis. Schleimzellen sind auch hier, wenn auch vielfach sehr spärlich, vorhanden, dorsal scheinen sie ganz zu fehlen.

Das Enteron beteiligt sich nicht am Bau der Arme. Das Mesoderm besteht aus der Cutis, den Cölarräumen und dem Gonadenstrang. Die Cutis bildet die Hauptmasse des Querschnitts. Wir finden Skelet-, Faser- und Muskelgewebe in gleicher Ausbildung und scharfer Sonderung, wie bei *Astropecten*, und zwar in der aboralen, bei weitem grösseren, Armregion. Dagegen ist oral der Charakter ein gemischter, insofern als hier kleine nadelförmige oder unregelmässiger gestaltete Skeletstücke in einem lockeren Fasergewebe liegen, das ausserdem auch einzelne Muskelfaserbündel und in reichlicher Menge Lymphzellen enthält. Nerven kommen überall in der Cutis vor und sollen besonders besprochen werden.

Das aborale Skelet besteht aus den grossen Armstücken (Brachialia), die in einer Längsreihe angeordnet sind und auf dem Querschnitt etwa die Form einer quer abgestutzten Ellipse zeigen. Die gewölbte aborale und die lateralen Flächen grenzen an das Epiderm, die orale gerade Fläche liegt dem gemischten Cutisgewebe auf und wird medial tief eingeschnitten durch den dorsalen Cölomkanal (siehe unten); im Centrum wird jedes Stück ausserdem durchsetzt vom axialen Nervenstamm, von dem seitwärts die radialen Nerven durch das Armstück hindurch zur Peripherie ausstrahlen. Die Stücke (Glieder) grenzen mit leicht ausgetiefter vorderer und hinterer Fläche aneinander und werden oral durch paarige kurze, aber mächtige, Längsmus-

keln, die seitwärts vom dorsalen Cölomkanal liegen, aboral, von der Höhe des axialen Nervenstamms an, durch ein die ganze Armbreite einnehmendes, längsfasriges Ligament verbunden. Die Längsmuskeln krümmen den Arm gegen den Mund zu; durch die Ligamente wird er in entgegengesetztem Sinne aufgerollt, so wie man ihn gewöhnlich im konservierten Zustande antrifft. Einzelne Glieder sind unbeweglich miteinander verbunden; man bezeichnet diese starre Nahtverbindung als Syzygie (J. Müller). Sie kommt zwischen dem 3. und 4., den 9. und 10. und den 14. und 15. Glied vor (Bather). — Noch zu erwähnen sind radial vom Centrum der Brachialia gegen die Peripherie hin verlaufende Bindefaserbündel, die in den Skeletstücken eingebettet liegen. Sie hängen im Umkreis des axialen Nervenstammes unter einander zusammen und bilden derart ein Rad, das schräg gegen vorwärts (oder rückwärts?) geneigt ist.

Durch die Abzweigung der Pinnulae, deren je eine intersegmental, also zwischen den Armstücken, diese jedoch berührend, entspringt, wird die geschilderte Anordnung des intersegmentalen Gewebes einseitig beeinflusst; doch kann hier nicht näher auf diese Einzelheiten eingegangen werden. Eine Pinnula zeigt hinsichtlich der Cutis nichts abweichendes.

Die Cutis enthält ein mächtig entwickeltes Nervensystem. Es wird gebildet von dem schon erwähnten axialen Hauptstamm, der in jedem Segment leicht anschwillt, und von paarigen Seitenstämmen, die lateral im oralen Armbezirk liegen und weit schwächer entwickelt, oft nicht sicher nachweisbar, sind. Erstere geben an jeder Anschwellung 2 dorsale Aeste ab, die sich gegen das Epiderm hin verzweigen und an den erwähnten Armpapillen enden (Hautnerven); ferner zwei ventrale Aeste, die zum Teil die Muskeln (Muskelnerven), zum Teil auch die Haut innervieren, ferner sich mit den Seitenstämmen verbinden und einen starken Zweig in eine Pinnula senden, der hier zum Hauptstamm wird. Die Seitenstämme senden einen Ast zum Radialgefäss des Hydrocöls, einen in die Pinnula und einen an die Tentakelchen, welch letzterer hier auf der lateralen Fläche bis zur Endspitze verläuft und auch die Sinnespapillen innervieren soll (Hamann). Jeder Stamm und auch die Aeste desselben sind von kompakter Beschaffenheit und bestehen aus longitudinalen Nervenfasern und aus bi- oder multipolaren Nervenzellen, die vorwiegend peripher liegen.

Die Entstehung des in die Cutis eingebetteten Nervensystems ist noch durchaus unaufgeklärt. Die Beziehungen, die es zum Epiderm aufweist, legen nahe, dass es ektodermalen Ursprungs ist, doch sprechen dagegen manche entwickelungsgeschichtliche Befunde (Seeliger).

Die Cutis ist ausserordentlich reich an Lymphzellen, deren Form sehr wechselt und die zum grossen Teil mit gelben glänzenden Körnern und Körnerballen beladen sind. Derartige Körnerzellen sind stellenweis in grossen Mengen dicht zusammengehäuft. Aus solchen Ansammlungen gehen die kugligen Sacculi hervor, die sich in der oralen Region, dem Epiderm genähert, vorfinden und selten auf einem Schnitt vermisst werden. Eine Lymphzellanhäufung wird vom Bindegewebe mittelst einer kernhaltigen Grenzlamelle abgekapselt. Innerhalb derselben machen die Zellen Veränderungen durch, vermehren sich auch durch Teilung (Seeliger). Sie nehmen regelmässige ellipsoide oder kolbige Form an und die eingelagerten Körner und Ballen,

die das Sarc ganz erfüllen, verlieren Eigenfärbung und Glanz, färben sich dagegen nun mit Hämatoxylin blau, während sie erst nur von Toluoidin und Eisenhämatoxylin gefärbt wurden. Derartige „reife", prall gefüllte, Sacculi stossen an das angrenzende Epiderm und schieben die basalen Teile der Deckzellen zur Seite, so dass sie nur durch ein ganz dünnes, von den Endteilen der hier gelegenen Deckzellen gebildetes, Häutchen von der Aussenwelt getrennt sind. Eine Entleerung der Körnerzellen nach aussen wurde aber nicht beobachtet. Nach CUÉNOT sind die Zellen der Sacculi mit Reservestoffen beladen, deren Verwendung aber fraglich bleibt. — Die Körnerzellen kommen, wie schon bemerkt, auch im Epiderm, besonders im Nervenstreifen und an den Tentakelchen, vor.

Von cölaren Räumen finden sich Teile des Hydrocöls und mehrere Cölomkanäle. Zum Hydrocöl gehört der Radialkanal, der dicht am Nervenstreifen verläuft und in jedes Tentakelchen einen Zweig abgiebt (Tentakelkanal). Beide Teile sind ähnlich wie bei *Astropecten* gebaut. Sie zeigen ein Endothel und eine homogene kräftige Grenzlamelle. Das Endothel enthält zwischen den basalen Teilen der kleinen Zellen eine einfache Muskelschicht, deren Fasern in den Tentakelchen und im Radialkanal longitudinal verlaufen. Nach HAMANN gehören die Fasern zu den Endothelzellen selbst. Am Ursprung der Tentakelkanäle spannen sich Muskelfasern mit anliegenden Kernen quer durch das Lumen des Radialkanals.

Von Cölomräumen sind zu unterscheiden paarige ventrale Kanäle, die über dem Radialkanal, von einander durch ein von der Cutis gebildetes Septum getrennt liegen, und über diesen, in die aborale Region spaltartig eingreifend, der unpaare Dorsalkanal. Beide Bildungen sind Fortsetzungen des Kelchcöloms. Die ventralen Kanäle kommunizieren untereinander, sind vor allem im Anfangsbereich der Arme breit verbunden. Nach HAMANN kommen in den Armen auch Kommunikationen mit dem dorsalen Cölomkanale vor; sie sind an den Pinnulae leichter aufzufinden. Von den ventralen Kanälen gehen enge Fortsetzungen in die unterhalb des dorsalen Kanals gelegene Cutisschicht ab und umfliessen hier einen verschieden umgrenzten flachen Cutisbalken, der mit der übrigen Cutis nur durch dünne Bindegewebszüge Verbindung wahrt. Der Raum in Umgebung des Balkens wird als Genitalkanal, der Balken selbst als Genitalbalken bezeichnet. In seinem Innern finden sich, dem Endothel angelagert, die Urgenitalzellen (Fig. 533) entweder einzeln oder zu Gruppen vereinigt. Sie reihen sich in der Längsrichtung des Balkens hintereinander und bilden insgesamt die Keimbahn. Es lässt sich feststellen, dass die relativ grossen Urgenitalzellen von den kleinen dicht gedrängt liegenden cubischen Cölothelzellen (Keimepithel) sich ableiten, da das Einsinken von Keim-

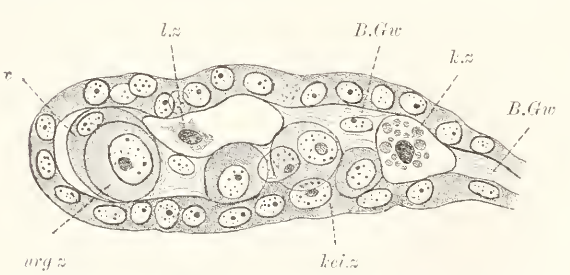


Fig. 533. *Antedon rosacea*, Genitalbalken quer. *kei.z* Keimzellen des Cölothels, *urg.z* Urgenitalzelle, *x* Follikelzelle (?), *l.z* Leukocyt, *k.z* Körnerzelle, *B.Gw* Bindegewebe.

zellen zu beobachten ist. Ferner lässt sich feststellen, dass die Cölothelzellen auch zu dem Endothel eines im Innern des Genitalbalkens gelegenen Spaltraums, der als Blutgefäss gedeutet wird, in Beziehung stehen. Die Keimbahn erscheint in das Blutgefäss bruchsackartig vorgestülpt, was um so deutlicher hervortritt, je weiter das Gefäss und je dicker die Bahn ist. So erscheint der Cutisbalken ausgehöhlt und sein Gewebe auf eine dünne Grenzlage zwischen dem Endothel des Kanals und des Gefässes reduziert und gegen letzteres zu einer dünnen Grenzlamelle verdichtet. Im Gefässlumen finden sich Leukocyten und Körnerzellen vor; ein Blutgerinnsel fehlt.

Die Keimbahn findet sich auch in den Pinnulae und entwickelt sich hier zur Gonade. Nur die am Anfangsteil des Armes entspringenden Pinnulae enthalten keine Gonade und werden als sterile Pinnulae unterschieden. Die Urgenitalzellen wandern innerhalb des Genitalbalkens, der Zweige in die Pinnulae abgiebt, in diese ein und differenzieren sich hier zu Samen oder Eiern. Dabei schwillt die Keimbahn mächtig an und bildet einen rund umgrenzten Sack, der peripher die Urgenitalzellen, im Innern, welches sich aushöhlt, die sich entwickelnden Ei- und Samenzellen zeigt. Durch die Gonadenbildung wird die gewebliche Ausbildung der Pinnulae einigermassen beeinflusst, doch ist im wesentlichen die Anordnung der Cölomräume wie im Arm.

Zum Schluss ist noch ein spaltartiges Blutgefäss zu erwähnen, das zwischen Nervenstreifen und Radialkanal sich einschiebt und auch Zweige an die Tentakelchen abgiebt, wo sie bis gegen die Spitze verlaufen. Durch seinen Gerinnselinhalt ist der Raum als Blutgefäss charakterisiert; er zeigt ferner einer zarten Grenzmembran aufliegend ein, wie es scheint, nicht geschlossen entwickeltes Endothel und einzelne freie Zellen im Innern, die wohl Leukocyten vorstellen.

Perihämalkanäle fehlen bei den Crinoiden.

XX. Echinoderma. C. Holothurioidea.

Synapta digitata Mont.

Uebersicht.

Betrachtet wird der Querschnitt der vorderen Körperregion. Er ist von abgerundet fünfeckiger Form und entbehrt äusserer Anhänge. Das Epiderm (Fig. 534) überzieht als einfache Schicht die ganze Oberfläche und enthält Deckzellen, welche eine Cuticula bilden, Schleimzellen und Sinneszellen. Es ist gegen die Cutis nicht scharf begrenzt, vielmehr dringt das Bindegewebe auch zwischen die Zellen vor und isoliert sie lokal derart von einander, dass nur eine dünne Aussenschicht bleibt, in der die Deckzellen zusammenstossen. Dabei erscheinen die Körper letzterer vielfach flächenhaft abgelenkt, so dass der Eindruck eines vielschichtigen Epithels sich ergeben kann, in anderen Fällen senken sich die Zellen einzeln in die Cutis hinein. Schliesslich kommen auch Stellen vor, wo die basalen schmalen Zellabschnitte sich dicht zusammendrängen. Zu solchen leicht prominenten Zellgruppen

treten aus der Cutis Nerven heran (siehe unten) und hier vor allem ist der Sitz der Sinneszellen (Sinnespapillen), die aber auch vereinzelt vorkommen. Die zahlreichen Schleimzellen sind gleich-

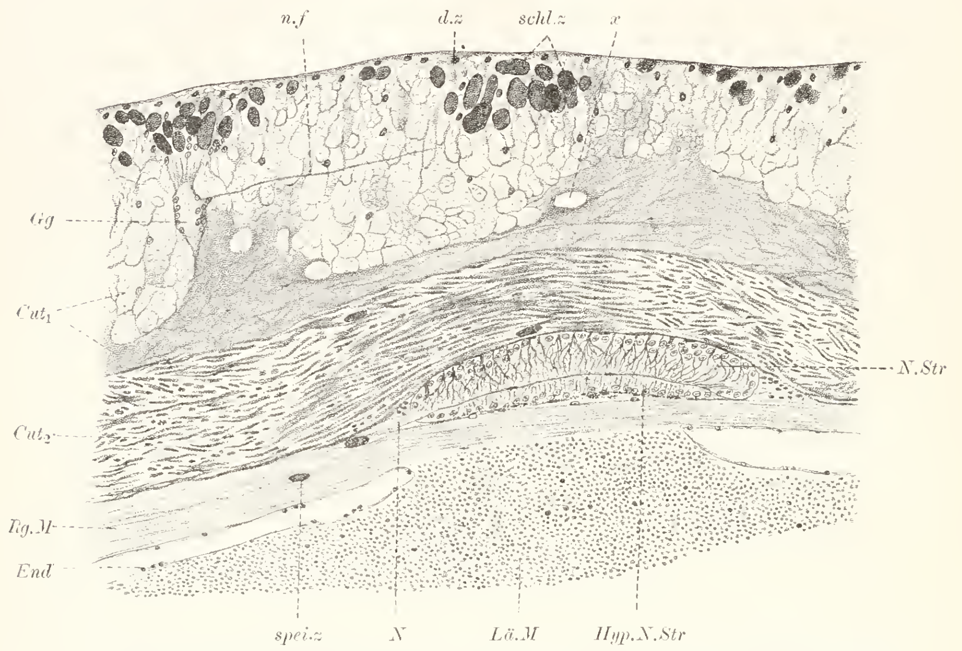


Fig. 534. *Synapta digitata*, Haut. *d.z* Deckzelle, *schl.z* Schleimzellen, *Gg* Hautganglion, *n.f* Nervenfaser, Cut_1 Skeletlage, Cut_2 Faserlage der Cutis, *x* Lücke, entstanden bei Auflösung eines Ankers, *N.Str* radialer Nervenstreifen, *Hyp.N.Str* hyponeuraler Nervenstreifen, *N* Nerv, *Lä.M* Längs-, *Rg.M* Ringmuskulatur, *End* Endothel, *spei.z* mucoide Speicherzelle.

falls am dichtesten in diesen Zellgruppen angehäuft. Sie senken sich, gestreckt oder gewunden, tief in die Cutis hinein.

Bei *Synapta inhärens* liegen die Verhältnisse einfacher und weit übersichtlicher, vor allem an den Fühlern. An diesen ist zwar auch keine scharfe Grenze zwischen Epiderm und Cutis vorhanden, aber die Deckzellen liegen dicht und regelmässig nebeneinander, nur durch schmale Lücken, in die das Bindegewebe spärlich eindringt, gesondert. Auch am Körper ist hier die Deckzellanordnung eine regelmässigere, wenngleich die Zellen viel lockerer stehen.

Vom Epiderm leiten sich die in der Fünfzahl vorhandenen und entsprechend den Kanten des Querschnitts verteilten Nervenstreifen ab, die nicht in oberflächlicher Lage, sondern in der Tiefe, einwärts von der Cutis, an der Grenze zum parietalen Blatte des Peritoneums, gelegen sind. Jeder Nervenstreifen, der die Form eines dicken Bandes hat, bildet die Innenseite eines abgeplatteten Kanals, dessen Aussenseite von einem dicht anliegenden, membranartigen, Epithel gebildet wird. Das letztere geht an den Seiten in das hohe Epithel des Nervenstreifens über; beide sind von einer zarten Grenzlamelle gegen die angrenzenden Gewebe gesondert. Der Kanal ist als Abfaltungsprodukt des larvalen Epiderms aufzufassen. Wir haben uns vorzustellen, dass das unmittelbar an den zuerst oberflächlich gelegenen Nervenstreifen

angrenzende Epiderm von beiden Seiten her über diesen hinwegwucherte (Bildung einer Medullarfurche) und schliesslich, unter gleichzeitigem Vordringen der Cutis, den Streifen mitsamt dem Aussenepithel überwuchs und derart in die Tiefe verlagerte. Der im Innern gelegene Hohlraum (Epineuralkanal) ist dem Centralkanal der Vertebraten homolog.

Der Nervenstreifen besteht aus Stützzellen und aus einem dicken Nervenstamm, welcher die ganze Höhe des Epithels einnimmt. Die Stützzellen unterscheiden sich in bemerkenswerter Weise von den bis jetzt aus den Nervenstreifen der Asteroiden und Crinoiden besprochenen; sie haben den Charakter epithelialer Gliazellen angenommen. Man unterscheidet distal eine dicke, sich intensiv schwärzende, Stützfaser, die in der mittleren Stammregion kürzer ist als seitwärts. Ihr liegt in verschiedener Höhe der Kern an; besonders bei endständiger Lage desselben sieht man gelegentlich feinere Fäden neben ihm verlaufen, die von der Stützfaser abzweigen. Zwischen den geschilderten Zellteilen liegen Nervenzellen, unterhalb die dicke Nervenfaserlage. Bei Eintritt in diese löst sich die Stützfaser in eine grössere Anzahl feinerer, aber gleichfalls intensiv sich schwärzender, Fasern auf, die direkt als Gliafasern zu bezeichnen sind. Sie divergieren von der gemeinsamen Ursprungsstelle, wie die Zinken einer vielteiligen Gabel, und durchsetzen in gestrecktem oder leicht gewundenem Verlaufe die Nervenfaserlage, um dann, wie es scheint, sämtlich, an der Grenzlamelle zu inserieren. Das distale Ende der Stützfaser ist schwierig genauer festzustellen (siehe das weiter unten vom Fühler der *S. inhärens* Gesagte). Es verbreitert sich, löst sich also vermutlich auf und überspannt derart wenigstens zum Teil (oder ganz?) die nicht unbeträchtliche Zelloberfläche.

Am Fühler von *Synapta inhärens*, der hier noch berücksichtigt werden soll, ist in den Nervenstreifen das dicke einheitliche Stück der Stützfaser (Fig. 535) nur sehr kurz entwickelt und teilt sich zunächst in wenige starke Aeste, die tangential verlaufen und von denen erst die Gliafasern abgehen, welche, ohne sich zu teilen, die Nervenfaserlage durchsetzen. Der Kern liegt hier immer oberflächlich im Epithel und eine distale Aufteilung der Stützfaser ist leichter festzustellen. Die Zelle nähert sich derart sehr den echten Gliazellen, die aber bei Echinodermen bis jetzt nicht festgestellt wurden.

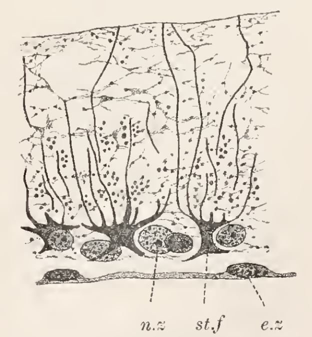


Fig. 535. *Synapta inhärens*, profunder Nervenstreifen vom Fühler. *e.z* Epithelzelle von der nichtnervösen Wand des Epineuralkanals, *st.f* Stützfaser einer epithelialen Gliazelle, sich in Gliafasern auflösend, *n.z* Nervenzelle.

Nervenzellen und Nervenfasern zeigen nichts besonderes. Seitwärts zweigen vom Nervenstamm dünne Nerven ab, die in die Cutis eindringen und zwischen Faser- und Skeletlage derselben ein Geflecht bilden. Von diesem Geflecht entspringen Nerven, die zum Epiderm emporsteigen und mit zelligen Anschwellungen (Ganglien) unterhalb der erwähnten Zellgruppen (Papillen) enden. Die Ganglien stehen durch feine Faserzüge untereinander in Verbindung; einzelne sehr dünne Züge gehen auch zu den verstreut vorkommenden

Sinneszellen. Es lässt sich leicht feststellen, dass Nervenfasern direkt in Sinneszellen übergehen; viele Fasern dürften aber frei enden.

Schnitte durch die vordere Körperregion von *Synapta* können drei verschiedene Regionen des Verdauungsrohres getroffen zeigen. Ganz vorn, vom Mund bis hinter den Kalkring reichend, liegt central der Schlund; es folgt darauf in gleicher Lage der kurze Muskelmagen, dessen Epitel ebenso wie das des Schlundes ein Stomoderm vorstellt, und ferner der enterodermale Dünndarm, welcher weit länger ist und, in eine regelmässige Schlinge gelegt, bis zum Hinterende des Tieres verläuft. Man trifft ihn zugleich mit dem Muskelmagen angeschnitten in seitlicher Lage oder in mehreren Anschnitten allein. Im Schlund ist das Epithel in hohe Längsfalten gelegt und besteht aus Deck-, Schleim- und vereinzelten Eiweisszellen. Am Magen fehlt die Faltung oder erscheint, wenn sie vorkommt, allein durch Kontraktion der mächtigen Ringmuskellage der Entopleura (siehe unten) bedingt. Es giebt nur voluminöse hohe cylindrische Deckzellen, die eine dicke Cuticula tragen. Das Enteroderm des Dünndarms enthält Nährzellen, Schleimzellen und Körnerzellen, auf deren strukturelle Beschaffenheit hier nicht eingegangen werden kann. Vorkommende Falten erklären sich durch Muskelkontraktion.

Das Mesoderm wird von der Gonade, dem Füllgewebe und dem Cölothel des Cöloms gebildet; ein Hydrocöl fehlt am Körper bis auf den ganz vorn gelegenen Wassergefässring, vollständig. Vom Füllgewebe sei zuerst die Cutis erwähnt. Sie bildet eine geschlossene und gleichmässig dicke Lage unter dem Epiderm, an der eine innere straffe Faserlage von einer äusseren weicheren Skeletlage zu unterscheiden ist. Muskulatur fehlt der Cutis ebenso, wie grössere Skeletelemente. Die vorhandenen charakteristischen Kalkkörper, auf deren gitter-ankerförmige Gestalt hier nicht eingegangen wird, liegen in der inneren Region der Skeletlage. Diese wird von einer leicht mit Hämatoxylin sich färbenden, filzig faserigen Grundsubstanz gebildet, deren zarte, nach verschiedenen Richtungen orientierte, Bindefibrillen sich nur schwach mit der van Gieson-Tinktion färben. Verästelte Bindezellen sind untermischt. Ein typisches Skeletgewebe kommt nicht zur Ausbildung. In der äusseren Region macht die Grundsubstanz einen homogenen Eindruck und färbt sich auch etwas abweichend; hier sind die Epidermzellen eingesenkt. Lymphzellen, die sich amöboid bewegen und gelegentlich mit glänzenden Körnern beladen sind, kommen ziemlich spärlich vor. — Die Fasern der eigentlichen Faserlage sind wie bei *Astropecten* kräftig entwickelt und verlaufen geschichtet, sowohl cirkulär wie longitudinal. Sie färben sich mit der van Gieson-Tinktion intensiv rot.

Das Cölom füllt den Raum zwischen Cutis, Nervenstämmen und Enteron vollständig aus. Das Peritoneum gliedert sich in ein viscerales und parietales und liefert auch das dorsale Mesenterium, in welches die Gonade eingelagert ist. Vom Cölom abzuleiten sind fünf platte Perihämalkanäle, die den Nervenstämmen innig anliegen und sie von der Muskulatur sondern. Das parietale Peritoneum entwickelt bei den Holothurien, im Gegensatz zu allen anderen Echinodermen, eine mächtige Muskulatur, die einwärts von der Cutis liegt. Nach den vorliegenden embryologischen Untersuchungen erscheint die Möglichkeit ausgeschlossen, dass die Muskulatur aus Zellen der Cutisanlage hervorgeht. Immerhin muss die gewaltige

Muskelbildung von seiten des Peritoneums befremden und es erscheinen weitere Untersuchungen über diesen Punkt erwünscht. Man unterscheidet eine der Cutis dicht anliegende, im ganzen Umkreis entwickelte, Ringmuskellage und fünf mächtige Längsmuskeln, die einwärts von jener und entsprechend den Nervenstreifen gelegen sind. An das Cölom grenzt ein dünnes wimperndes Endothel. Zwischen diesem und der Muskulatur ist eine Grenzlamelle entwickelt, die mit einem sehr zart entwickelten intramuskulären Bindegewebe (Perimysium) zusammenhängt, das, besonders deutlich in den Längsmuskeln, die einzelnen Muskelfasern einscheidet. Hier finden sich auch einzelne kräftigere, gewunden verlaufende, Bindefasern, welche die Längsmuskeln in radialer Richtung durchziehen. Die Längsmuskeln bilden auf dem Querschnitt flach liegende Ellipsen, die nur mit dem mittleren Drittel der breiten äusseren Fläche der Ringmuskulatur ansitzen, im übrigen aber frei, flügelförmig, nur vom Endothel überzogen, in die Leibeshöhle hineinhängen. Das Endothel wird von kleinen kubischen oder platten Zellen gebildet, zwischen denen reichlich mucoide Körnerzellen (siehe unten) vorkommen.

Die Entopleura besteht am Muskelmagen aus einer schwachen inneren Bindegewebslage, einer sehr starken mittleren Ringmuskel- und viel schwächeren äusseren Längsmuskellage, sowie aus einem wimpernden Endothel, das den Darm überkleidet. Ein sehr zartes Bindegewebe umscheidet die Muskelfasern, bildet aber keine gesonderte Schicht unter dem Endothel, wie es bei anderen Holothurien beobachtet wurde. Die innere Bindegewebslage enthält an der Grenze zur Ringmuskellage Bündel von Nervenfasern eingelagert, die die Muskulatur innervieren.

Am Schlund ist die innere Bindegewebslage mächtiger, dagegen die Ringmuskulatur schwächer ausgebildet. Man unterscheidet an ersterer eine äussere Faserlage und eine innere zellige Lage, die vor allem in den Falten entwickelt ist. Die Fasern in ersterer verlaufen vorwiegend longitudinal und das gleiche gilt für die Fasern der hier stärker ausgebildeten Nervenlage, die nach Hamann von Aesten des circumoralen Ringstreifens gebildet werden soll.

Am Dünndarm sind sämtliche 3 Hauptlagen nur sehr schwach entwickelt. Ein Nervennetz kommt vor, seine Ableitung ist, wie die des Muskelmagens, noch nicht ermittelt.

Zu erwähnen sind noch die Blutgefässe der Entopleura, die als spaltartige Lücken, ohne Endothel, aber mit eingelagerten Lymphzellen, in der inneren Bindegewebslage vorkommen und besonders regelmässig am Dünndarm, als dorsales und ventrales Gefäss desselben, ausgebildet sind.

Der Darm ist seiner ganzen Länge nach durch ein Mesenterium am parietalen Peritoneum aufgehängt, das vorn dorsal, weiter rückwärts jedoch, entsprechend den Dünndarmschlingen, bald seitlich, bald ventral verläuft. Es besteht aus einer inneren faserarmen Bindegewebslage, die stellenweis stark verdickt und dann reich an weicher heller Grundsubstanz ist, und aus einem der Wimpern entbehrenden (?) Endothel, unter welchem einseitig Muskelfasern in einfacher Schicht gelegen sind.

Zumeist vom Mesenterium, doch auch vom parietalen Blatte, erheben sich eigentümliche Duplikaturen des Peritoneums, die als Wimperorgane (Wimperurnen) bezeichnet werden. Man unter-

scheidet einen Stiel und eine breite Endplatte, die einseitig eigenartig eingekrümmt ist und derart ein Gefäss, ähnlich einer Orchideenblüte, bildet, mit einer grossen und einer kleinen Lippe, welch letztere in der Mitte längs gespalten ist. Die konkave Fläche trägt ein hohes Epithel, dessen dünne lange Zellen je eine grosse Geissel besitzen, welche insgesamt gegen die Tiefe des Gefässes hinschlagen, wo gewöhnlich ein Ballen Lymphzellen zu beobachten ist. Die konvexe Fläche wird von einem sehr dünnen Endothel, der direkten Fortsetzung des Peritonealendothels, das auch den Stiel überkleidet, gebildet. Im Stiel ist dasselbe weiche Bindegewebe wie im Mesenterium vorhanden, während zwischen die Wimperplatte und das Endothel sich nur eine zarte Grenzlamelle einschiebt.

Als Perihämalkanäle sind abgeplattete Hohlräume zu bezeichnen, die den Nervenstreifen innen aufliegen und von ihm nur durch eine zarte Grenzlamelle getrennt werden. Von den Verhältnissen bei *Astropecten* unterscheidet sich das Bild insofern, als die Kanäle unpaar sind. Es fehlt ein mittleres Septum und zugleich auch ein Blutgefässgeflecht, wie es dort und bei anderen Holothurien, vor allem bei jenen Formen, die radiale Hydrocölkanäle besitzen, vorkommt. Die dem Nervenstamm anliegende Fläche ist zum hyponeuralen Nervenstreifen verdickt. Der Bau desselben stimmt mit dem des epidermalen Nervenstreifens überein, nur ist er viel schwächer entwickelt. Seitwärts abgehende Nerven innervieren die peritoneale Muskulatur. Da sich der hyponeurale Nervenstreifen nicht auf den circumoralen Ringstreifen fortsetzt, so dürfte der zur Entopleura verlaufende Schlundnerv vom letzteren, also vom Epiderm, sich ableiten.

Im Perihämalkanal finden sich mucoide Körnerzellen eingelagert, deren Körner sich durch Hämatoxylin blau färben. Diese Zellen, deren funktionelle Bedeutung unbekannt ist (siehe auch *Helix*) kommen ferner im Cölothel, im Bindegewebe und in der Muskulatur vor. Daneben finden sich reichlich Leukocyten von bekannter Beschaffenheit. Es wurde nachgewiesen (Schultz u. a.), dass sie in die Leibeshöhle injizierte Farbstoffe (z. B. Tusche) aufnehmen und von den Wimperurnen aus, in denen sie sich ansammeln, in die Cutis auswandern, wo sie liegen bleiben. Bei Holothurien, die mit Kiemenbäumen ausgestattet sind, dringen die mit Fremdkörpern beladenen Leukocyten ins Lumen der Kiemen vor, werden also ausgestossen (siehe auch bei Asteroiden).

Auf Schnitten durch die vordere Körperregion trifft man die Gonade an. Sie besteht aus einer rechten und linken Gruppe von Genitalschläuchen, die am dorsalen Mesenterium, an einer gemeinsamen Ursprungsstelle (Geschlechtsbasis), ansitzen und durch den Genitalgang dorsal nach aussen münden. *Synapta digitata* ist Hermaphrodit, wir finden in den Genitalschläuchen sowohl Ei- wie Samenzellen. Jeder Schlauch zeigt einen äusseren peritonealen Ueberzug, der von einem Endothel, einer Längs- und Ringmuskellage und einer inneren Bindegewebslage gebildet wird. Das eigentliche Gonadengewebe erfüllt das Innere des Schlauches; es besteht aus einer äusseren Lage von Urgenitalzellen, aus denen Ei- und Samenzellen hervorgehen, den Innenraum erfüllend. Ein Hohlraum kommt nur sekundär zur Ausbildung.

Aus den Urgenitalzellen gehen die Samenzellen durch Teilung

und Verkleinerung, die Eizellen (Fig. 536) durch Wachstum und Verschmelzung mit Wachstumszellen (Auxocyten) hervor. Nur letzterer Vorgang sei hier berücksichtigt. Ein heranwachsendes Urei ist von

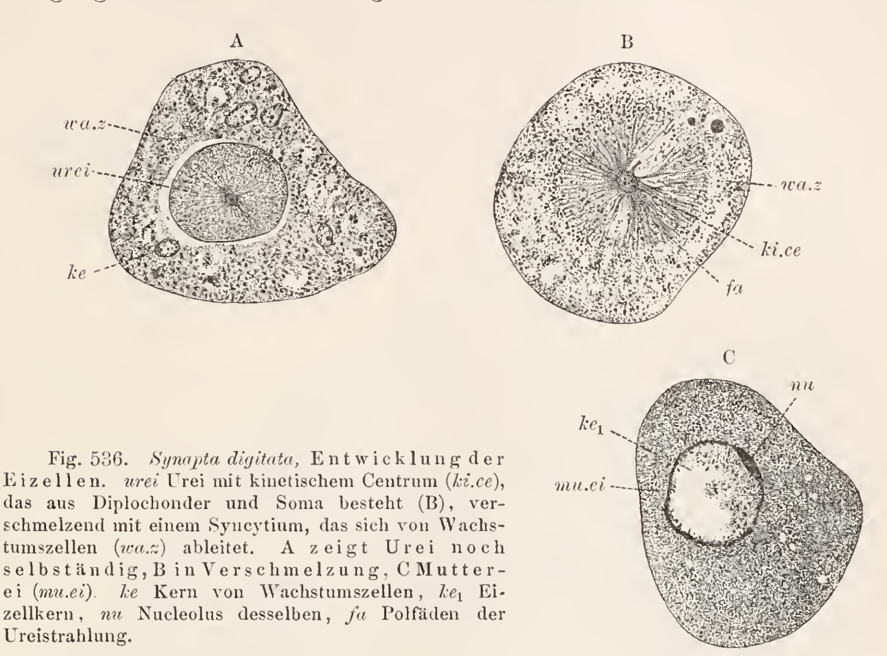


Fig. 536. *Synapta digitata,* Entwicklung der Eizellen. *urei* Urei mit kinetischem Centrum (*ki.ce*), das aus Diplochonder und Soma besteht (B), verschmelzend mit einem Syncytium, das sich von Wachstumszellen (*wa.z*) ableitet. A zeigt Urei noch selbständig, B in Verschmelzung, C Mutterei (*mu.ei*). *ke* Kern von Wachstumszellen, ke_1 Eizellkern, *nu* Nucleolus desselben, *fa* Polfäden der Ureistrahlung.

einem dicken Mantel kleiner Zellen umgeben, der aussen glatt begrenzt und von einer zarten Membran eingehüllt ist. Die kleinen Wachstumszellen verschmelzen untereinander und zeigen ein stark aufgelockertes Sarc. Das centrale Urei enthält ein im Mittelpunkt gelegenes Centrosom, das sich scharf abhebt und auf welches das deutlich hervortretende Sarcgerüst radial einstrahlt. Im Centrosom liegen 2 kleine sich leicht schwärzende Körnchen (Diplochonder); die einstrahlenden Sarcolinen erscheinen im Centrosom fixiert. Ein scharf abgegrenzter Ureikern war nicht wahrzunehmen; es machte den Eindruck als läge er im Auxocytenmantel, dessen Verschmelzung mit dem Urei eingeleitet war und in dem ein grosser Nucleolus nachgewiesen werden konnte.

An den älteren Ureiern ist die centrale Sarcmasse völlig mit dem peripheren Syncytium verschmolzen und die radialen Gerüstfäden der ersteren verlaufen bis zur Membran. Immer noch ist der Eizellkern nicht scharf zu unterscheiden, wohl infolge granulärer Ausbildung des Kerninhalts (siehe auch bei Enteropneusten). Der grosse Nucleolus liegt peripher, der Membran genähert. Auf dieses Stadium folgt gleichmässige Erfüllung des Eizellsarcs mit Dotterkörnchen. Die Eizelle ist jetzt als Mutterei zu bezeichnen. Jedes Mutterei ist kuglig geformt, färbt sich leicht, wegen des Gehalts an Dotterkörnchen, mit Säurefuchsin und Eisenhämatoxylin und zeigt den grossen, jetzt scharf begrenzten, ellipsoiden Kern in seitlicher Lage, mit wiederum einseitig gelegenem grossem, oft vakuoligem, Nucleolus, mit spärlichem Nucleomitom und mit einer dichten hellen Granulation.

Prochordata: Trimeria.

XXI. Enteropneusta.

Ptychodera [1]) *clavata.*

Uebersicht.

Zur Untersuchung wird der Querschnitt durch die Kiemenregion (Fig. 537) gewählt. Er hat im wesentlichen die Form einer aufrecht

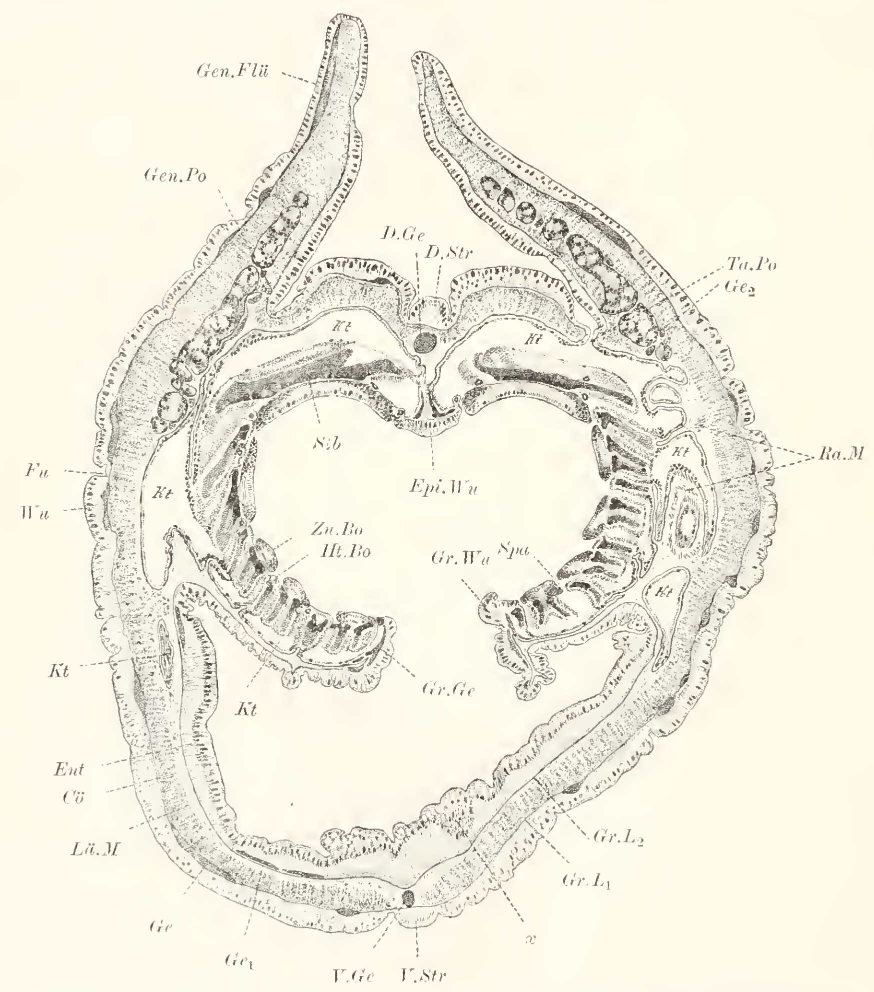


Fig. 537. *Ptychodera clavata.* Querschnitt der Kiemenregion. *Fu* Ringfurche, *Wu* Ringwulst des Epiderms, *D.*, *V.Str* dorsaler, ventraler Nervenstreifen. *Gen.Flü* Genitalflügel, *Ta.Po* Kiementaschenporus. *Gen.Po* Porus der Gonade (das Epiderm zieht scheinbar ununterbrochen darüber hin), *Ent* Enteroderm der nutritorischen Region (bei *x* flächenhaft getroffen), *Epi.Wu* Epibranchialwulst, *Zu.*, *Ht.Bo* Zungen-, Hauptbogen, *Spa* Kiemenspalte, *Kt* Kiementasche, *Gr.Wu* Grenzwulst, *Ra.M* radiale Muskulatur, *Lä.M* Längsmuskulatur, *Cö* vom Bindegewebe erfülltes Cölom, *D.*, *V.Ge* dorsales, ventrales Gefäss, *Ge* Hautgefässe, Ge_1 Darmgefässe, Ge_2 Genitalgefässe, *Gr.Ge* Grenzgefäss, *Stb* Kiemenstab.

---

[1]) Neuerdings wieder *Balanoglossus* genannt (Spengel).

stehenden kreisähnlichen Ellipse, deren weniger gewölbte laterale Flächen sich dorsalwärts in zwei hohe schmale Körperfalten (Genitalflügel) verlängern, die weit über die dorsale Fläche vorspringen und mit ihrer medio-basalen Kante einen scharfen Winkel zu dieser bilden. Die Genitalflügel, die sich von der Basis an allmählich gegen die freie Kante hin verjüngen, sind im Leben meist bis zur Berührung gegeneinander gebogen und schliessen derart einen Aussenraum ab, der als Peribranchialraum oder Atrium, da die Kiemenporen in ihn einmünden, zu bezeichnen ist. — Im einzelnen zeigt die Form des Querschnitts mannigfache Besonderheiten.

In der dorsalen und ventralen Mediallinie setzt sich ein schmaler Mittelstreifen (Nervenstreifen) scharf vom übrigen Epiderm (Flächenepiderm), das den ganzen Schnitt umgiebt, ab. Das letztere gliedert sich in schmale, hohe Ringwülste und schmalere, flache Ringfurchen. In gewissen Abständen finden sich zwei Arten von Poren. Die einen (Kiemenporen) liegen in regelmässig segmentaler (branchiomerer) Reihenfolge dorsal dicht neben dem Innenwinkel der Genitalflügel; die anderen (Genitalporen) folgen sich ebenfalls in zwei Reihen, aber minder regelmässig geordnet, an den Genitalflügeln selbst, gleichfalls nahe deren Innenwinkel. Sie charakterisieren die sog. Submediallinien. Im Winkel ist das Epithel in einem breiten Längsstreifen gleichmässig niedrig (Kiemenfurchen).

Das Innere des Querschnitts nimmt der mächtig entwickelte enterodermale Kiemendarm ein, der in eine dorsale respiratorische und ventrale nutritorische Region zerfällt. Beide hängen nur durch einen schmalen Spalt (Darmenge) miteinander zusammen; der Darm ist also longitudinal jederseits tief eingeschnürt. An der Darmenge ist das Epithel zum Grenzstreifen verdickt. Während die respiratorische Region ziemlich gleichmässig abgerundet ist, hat die nutritorische auf dem Querschnitt mehr oder weniger die Form einer Sichel, die im mittleren Abschnitt ihrer konkaven Fläche in die respiratorische Region sich öffnet. Diese letztere zeigt dorsal den nach innen vorspringenden Epibranchialstreifen und lateral quer gestellte Durchbrechungen (Kiemenspalten), die in Kiementaschen, welche als Ausstülpungen der respiratorischen Darmregion entstehen, einmünden. So regelmässig gestellt und so wenig geneigt auch die Kiemenspalten sind, so sind sie am Schnitte, vor allem was die ventrale Region anlangt, infolge von Kontraktionen des Tieres, doch nie oder nur ganz ausnahmsweise in voller Höhe getroffen; gewöhnlich liegen Schrägschnitte vor, die mehrere Spalten angeschnitten zeigen. Dadurch wird das Bild kompliziert, da auch die Begrenzung der Spalten eine komplizierte ist. Jede Kiemenspalte wird vorn und hinten durch einen Kiemenbogen, dorsal und ventral durch eine Arkade begrenzt. Die Kiemenbogen teilen sich ein in Hauptbogen und Zungenbogen, welch letztere, als sekundäre Vorwucherungen der dorsalen Arkaden in die primären Kiemenspalten, die ventralen Arkaden nicht völlig erreichen, also frei enden und die Spalten in zwei Hälften (sekundäre Kiemenspalten), die ventral zusammenhängen, zerlegen. Das Lumen jeder primären Kiemenspalte hat daher die Form eines Hufeisens mit dorsal frei endenden Schenkeln.

Die Kiementaschen haben die Länge einer primären Spalte und sind von einander durch die schmalen Septen (Fig. 538), welche

den Hauptbogen entsprechen, getrennt. Der Höhe nach übertreffen sie die Spalten, indem sie zwar dorsal mit ihnen zugleich enden, ventral aber ein wenig über die nutritorische Region des Darmes übergreifen. Sie sind etwa von der gleichen Breite wie die Spalten selbst und münden dorsal mittelst der engen Kiemenporen nach aussen.

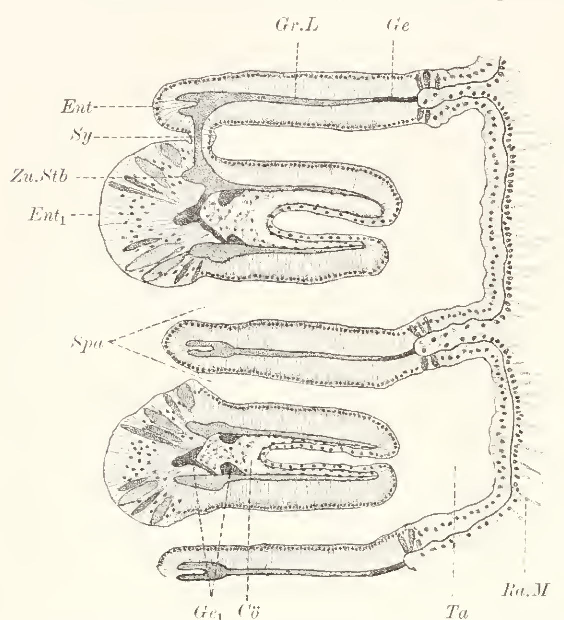


Fig. 538. *Ptychodera minuta*, Kiemendarm längs, nach SPENGEL. *Zu.Stb* Kiemenstab eines Zungenbogens, *Sy* Synaptikel, *Ent* u. Ent_1 Innenepithel eines Hauptbogens und einer Zunge, *Spa* Kiemenspalten, *Ta* Kiementasche, *Ge* Gefäss des Hauptbogens, Ge_1 Gefässe des Zungenbogens, *Cö* Zungencölom, *Ra.M* radiale Muskelfasern, *Gr.L* Grenzlamelle (Platte) eines Hauptbogens.

Unter dem Epiderm liegt die kräftige Ektopleura (Hautmuskelschlauch), unter dem Enteroderm die zarte Entopleura. Beide sind durch einen schmalen Raum getrennt, der embryonal ein offenes Cölom (Enterocöl) vorstellt, am ausgebildeten Tiere aber von Muskulatur und Bindegewebe durchsetzt wird. Dem entsprechend fehlt auch fast überall ein Cölothel (siehe näheres im spez. Kapitel). Nur im Winkel der Darmenge erhält sich ein offener Cölomrest (Seitenkanal). Die Ausfüllung wird von einer weichen schleimigen Grundsubstanz mit zugehörigen Zellen und von radialen Muskelfasern gebildet, welche die Haut mit dem Darm verbinden. In der Ektopleura giebt es longitudinale und cirkuläre Muskelfasern. Die letzteren bilden eine dünne äussere Ringmuskellage, die longitudinalen Fasern die kräftige, innere Längsmuskellage, die dorsal und ventral unter den Nervenstämmen, und auch an den Kiemenfurchen, Unterbrechungen zeigt. Die zarte Entopleura besteht aus einer Ringmuskelschicht. Vom Bindegewebe fallen vor allem Grenzlamellen unter dem Epiderm und unter dem Enteroderm auf; sie sind an letzterem zu dem kompliziert gebauten Kiemenskelet verdickt. Mesenterien sind dorsal und ventral vorhanden und umschliessen die Hauptstämme des Blutgefässsystems, Rücken- und Bauchgefäss. Beide stehen durch Gefässschlingen in Zusammenhang, die einerseits den Darm umgreifen (Gefässe der Kiemenbogen, Plexus der nutritorischen Region), andererseits in der Grenzlamelle des Epiderms verlaufen. Letztere Gefässe sind als regelmässige ektosomatische Schlingen, deren je eine einem Ringwulst des Epiderms entspricht, entwickelt.

Von Längsgefässen sind noch paarige, an der Darmenge gelegene,

zu erwähnen (Grenzgefässe), in welche die Kiemengefässe einmünden (siehe die spez. Beschreibung); ferner paarige sog. Lateralgefässe, je eins in einer besonderen Lamelle (Lateralseptum), die unmittelbar unter den Genitalporen von der dermalen Grenzlamelle gegen innen vorspringt, den Hautmuskelschlauch durchsetzt und weiter ventralwärts zur Haut zurückkehrt. In dem auf die Kiemenregion folgenden Abschnitt der Genitalregion kehrt sie nicht zur Haut zurück, sondern tritt an den Darm heran und ebenso tritt hier das in sie eingelagerte Gefäss zu den Darmgefässen in Beziehung.

Nieren fehlen vollständig. Die Gonaden liegen jederseits im Cölom, aber durch ein peritoneales Endothel nebst Grenzlamelle von diesem gesondert. Sie repräsentieren selbständige Säcke, die jederseits etwa in der Mitte der respiratorischen Region beginnen und in die Genitalflügel, die nach ihnen benannt sind, aufsteigen, wo sie kurz vor deren Ende abschliessen. Ein sehr kurzer Ausführungsgang verbindet sie mit den Genitalporen. In Umgebung der Gonaden finden sich reichlich Blutgefässe, die aus den ektosomatischen Schlingen, dicht am Lateralseptum, entspringen und auch mit den Lateralgefässen selbst kommunizieren.

Epiderm.

Das Epiderm des Rumpfes gliedert sich in den dorsalen und ventralen Nervenstreifen und in das zwischen beiden gelegene Flächenepiderm. Während letzteres durch Ausbildung breiter cirkulärer Verdickungen, zwischen welchen sehr schmale niedrige Streifen liegen, geringelt erscheint (Ringwülste und Ringfurchen), sind die Nervenstreifen gleichartig fortlaufende Epithelverdickungen, die sich durch schmale Furchen vom Flächenepithel sondern. Dorsal im Winkel zu den Genitalflügeln ist jederseits ein longitudinaler Streifen des Flächenepithels nach Art der Zwischenfurchen ausgebildet. Da hier in segmentalen Intervallen die Kiemenporen liegen, so wird er, seiner geringen Höhe entsprechend, als Kiemenfurche bezeichnet.

Das Flächenepithel und die Nervenstreifen sind im wesentlichen gleichartig gebaut und vor allem nur durch die Entwicklung eines Nervenstammes in den Streifen unterschieden. Dem Flächenepithel kommt eine deutlich entwickelte Nervenlage zu, welche beide Stämme verbindet. Während in den letzteren longitudinale Verlaufsrichtung der Nervenfasern vorherrscht, zeigt die Nervenlage vorwiegend cirkuläre Verlaufsrichtung der Fasern.

1. Flächenepiderm (Fig. 539). Das Flächenepithel besteht aus Deckzellen, zwei Arten von Drüsenzellen, aus Nervenzellen und Nervenfasern. Von den Drüsenzellen sind die einen, ihrem färberischen Verhalten nach, als Schleimzellen, die anderen als Eiweisszellen, zu bezeichnen. Ueber der Nervenlage finden sich ferner noch eigentümliche körnige Einlagerungen, die nicht zu Zellen gehören nnd ihrer Bedeutung nach unbekannt bleiben.

Deckzellen. Die Deckzellen sind in den cirkulären Drüsenwülsten überaus langgestreckte fadendünne Elemente, die distal kegelförmig anschwellen und einen kleinen Büschel Wimpern tragen (Fig. 540). Zu unterscheiden sind in jeder Zelle wenige körnige Einlagerungen fraglicher Bedeutung, ein Bündel von feinen Fäden, die sich in die Wimpern fortsetzen und im basalen Zellbereiche, dort wo

die Zelle die Nervenlage durchsetzt, zu einer Stützfaser verklebt sind; ferner der längliche, schmale Kern, der bald höher, bald tiefer, meist in der distalen Hälfte, gelegen ist. Die Fäden sind distal be-

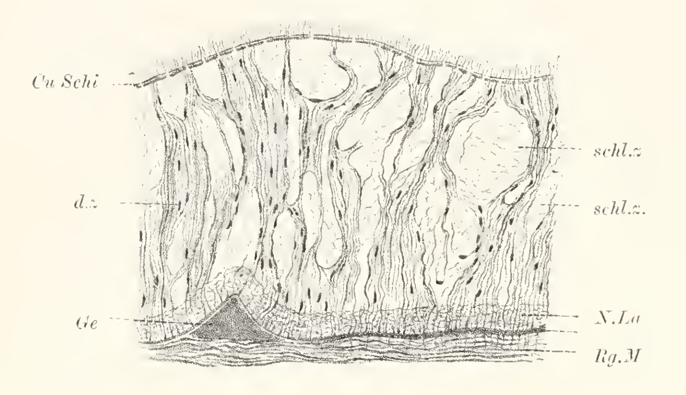


Fig. 539. *Ptychodera clavata*, Epiderm. *d.z* Deckzellen, *schl.z* Schleimzellen, *Cu.Schi* Cuticularschicht, *N.La* Nervenlage, *Ge* Gefäss, *Rg.M* Ringmuskulatur.

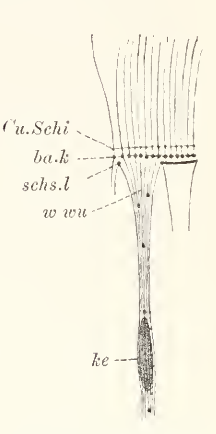


Fig. 540. *Ptychodera clavata*, Deckzelle (ohne basalen Teil). *ke* Kern, *w.wu* Wimperwurzeln, *ba.k* Basalkörner, *Cu.Schi* Cuticularschicht, *schs.l* Schlussleiste.

sonders deutlich zu unterscheiden und tragen an der Zelloberfläche je ein Basalkorn, die insgesamt meist als dunkel färbbare Platte sich scharf markieren. An den zarten Wimpern ist ein basaler Fussabschnitt und an dessen Ende eine leichte Anschwellung (Wimperbulbus) zu unterscheiden. Die Bulben stehen untereinander und mit denen der benachbarten Deckzellen durch eine Cuticularschicht in Zusammenhang. Schlussleisten sind in der Umgebung des freien Zellendes leicht festzustellen.

In den Ringfurchen sind die Deckzellen wesentlich niedriger; sie entbehren der Wimperung und erscheinen nicht fadenartig, sondern gleichen schmalen Cylindern, deren Sarc durch Vakuolen, vielleicht nur durch eine einzige, derart aufgelockert ist, dass es auf eine zarte Membran reduziert erscheint, welcher der Kern basal dicht anliegt.

Schleimzellen. Die Schleimzellen kommen in grosser Menge im ganzen Flächenepithel vor; sie sind in den Ringwülsten von beträchtlicher Grösse, unscheinbarer in den Ringfurchen, fehlen hier aber durchaus nicht. Je nach der Sekretionsphase und auch nach der Konservierung wechselt ihr Aussehen. Oft ist ihr Inhalt an den Präparaten stark oder völlig verschleimt, wodurch die Zelle mächtig angeschwollen, gelegentlich weit über die Epitheloberfläche vorgequollen erscheint (Formolkonservierung). Die Zellen durchsetzen die Epithelhöhe von der Nervenlage bis zur Oberfläche; der Kern liegt basal oder seitwärts der Zellmembran an, die immer vorhanden ist und den Deckzellen sich eng anschmiegt. Im unverschleimten Zustande ist die Zelle schlank cylindrisch geformt und das Sarc enthält unreife oder reife, im letzteren Falle intensiv mit Hämatoxylin sich färbende, Körner. Das distale Zellende ist zwischen den Deckzellkegeln nur als schmale Lücke nachweisbar, aber immer von eigenen Schlussleisten umgeben; bei der Verquellung erscheint es oft stark erweitert und der Schleim quillt dann als dicker, schwach oder nicht färbbarer Pfropfen vor.

Wegen der leichten Verquellbarkeit sind die Schleimzellen für cytologische Untersuchungen wenig geeignet. Oft erscheint die Zelle, bis auf die Membran, nur als helle Lücke zwischen den Deckzellen; in anderen Fällen finden sich in diesen Lücken feine maschig verteilte Fäden, die teils Gerüst, teils Reste des Schleims sein können. Wiederum in anderen Fällen liegen grosse Sekretballen vor, die verklebte Schleimkörner vorstellen und selbst wieder zu Balken und Wabenwandungen verfliessen können, zwischen denen bereits verflüssigter Schleim die Lücken ausfüllt. Bei der Regeneration des Sekretes treten kleine Körnchen auf, die zunächst sich nicht oder nur schwach färben, allmählich an Grösse und an Färbbarkeit gewinnen und normalerweise wohl in diesem Zustande ausgestossen werden. Von Reagentien eignet sich Perényi'sche Flüssigkeit am besten zur Konservierung der Schleimzellen, wie aller Elemente überhaupt.

Eiweisszellen. Diese, viel weniger häufigen und in ihrer Form viel konstanteren, Elemente zeigen einen stielartigen basalen und einen scharf abgesetzten, leicht geschwellten distalen Abschnitt. Nur der distale, der sog. Sekretbecher, ist drüsiger Natur; er zeigt eine zarte Membran, die basal in den Stiel übergeht und hier den Kern enthält; im Innern liegt das entweder körnige oder homogene Sekret, das sich rot mit Säurefuchsin, grün mit Toluoidin, schwarz mit Eisenhämatoxylin färbt. Die Länge des Stieles richtet sich nach der Epithelhöhe; sie ist in den Zwischenstreifen des Epiderms eine sehr geringe; auch sonst erscheint ein Stiel nicht immer nachweisbar. In die Nervenlage dringen die Stiele nicht ein.

Nervenlage. Die Nervenlage besteht in der Hauptsache aus zarten Nervenfasern, die in verschiedener, vorwiegend cirkulärer, Verlaufsrichtung, zwischen den basalen Enden der Deckzellen sich verteilen. Die Fasern zeigen im wesentlichen übereinstimmende Dicke; zur genaueren Untersuchung sind Isolationspräparate notwendig. Zugehörige Nervenzellen kommen nur in sehr geringer Zahl vor und liegen der Faserlage direkt auf oder auch in sie eingesenkt. Es sind kleine Zellen mit rundlichem oder in tangentialer Richtung länglichem Kerne und mit in gleicher Richtung spindelförmig ausgezogenem Zellleib, der ein paar Fortsätze abgiebt, welche in die Faserlage eindringen und sich in ihr verlieren.

Körnerhaufen. Unter diesem indifferenten Namen seien die Körnermassen erwähnt, die der Nervenlage in den weitaus meisten Fällen aufliegen, selten in sie eingesenkt sind, oder auch unter ihr, dicht an der Grenzlamelle, sich vorfinden. Bei Toluoidin- und Eisenhämatoxylinfärbung fällt eine oft stark entwickelte körnige, blau, bez. schwarz, gefärbte Schicht auf, die bei genauerem Studium sich aus abgerundeten Körnergruppen oder aus Reihen von Körnern gebildet erweist, die in ihrer Anordnung manchmal an verzweigte Pigmentzellen erinnern. Es gelingt aber nicht mit Sicherheit, zu diesen Körneransammlungen zugehörige Kerne nachzuweisen. Die Körner liegen zwischen den Epidermzellen. Ihre Bedeutung bleibt unbekannt.

2. Dorsaler und ventraler Nervenstreifen. In beiden longitudinalen Nervenstreifen zeigt das Epiderm nur geringe Unterschiede zu den übrigen Regionen. Die Deckzellen sind infolge der bedeutenden Mächtigkeit der Nervenlage im grössten Bereiche zu Stützfasern umgebildet, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen. Distal ist die Zelle kegelförmig verbreitert. Die Cuticularschicht

tritt sehr deutlich hervor, da an den hier sehr zarten vereinzelten Wimpern die starren Fussstücke länger entwickelt sind und von den Seiten des Nervenstreifens her gegen die Mitte hin an Länge noch etwas zunehmen, derart dass die Cuticularschicht in der Mitte des Streifens fast um das Doppelte weiter von der Oberfläche der Zellen absteht, als an den Seiten, wo der Uebergang in das wimpernde Flächenepiderm statthat.

Drüsenzellen beider Art kommen auch in den Nervenstreifen, aber nur vereinzelt, vor und fehlen an manchen Stellen ganz.

Ausserordentlich reich sind die nervösen Elemente entwickelt. Die Nervenfasern bilden eine mächtige Lage, die von den Seiten her gegen die Mitte, vor allem im dorsalen Stamme, stark zunimmt; sie verlaufen in der Hauptsache longitudinal. Unterschiede im Durchmesser der Fasern sind nur in geringem Maasse nachweisbar; die dicksten Fasern liegen in der mittleren Partie des dorsalen Stammes. Die Nervenzellen kommen gleichfalls reichlich vor. Sie zeigen ein helles Sarc mit wenigen körnigen Einlagerungen und schrumpfen leicht. Meist sind sie entsprechend den Stützzellen mehr oder weniger lang ausgezogen; manche Zellen zeigen direkt die Form einer aufrecht stehenden Spindel und es ist oft nicht zu entscheiden, wo sie distalwärts enden. Am basalen Ende ziehen sich derartige Zellen in einen einzigen Fortsatz aus, der in die Faserlage eindringt und hier rasch sich der Beobachtung entzieht; es sind also unipolare Elemente. Einzelne Zellen erreichen eine beträchtliche Grösse und werden deshalb als Riesenzellen bezeichnet.

Die Nervenzellen liegen in überwiegender Menge über der Faserlage, wo sie sich bis gegen die Epitheloberfläche hin ausbreiten; einzelne, vornehmlich sehr kleine, kommen auch in der Faserlage selbst vor. Die Kerne sind oft charakteristisch bläschenförmig, mit grossem Nucleolus, der scharf hervortritt; in anderen Fällen aber färben sie sich gleichmässig dunkel und unterscheiden sich von den Stützzellkernen nur durch rundlichere Form.

Die Körnerhaufen fehlen in den Nervenstreifen vollständig.

Kragenmark.

Das Kragenmark (Fig. 541), das hier wegen seiner strukturellen Beziehungen zum Rückenmark der Chordaten berücksichtigt werden soll, hat die Form einer dicken, dorsalwärts leicht eingekrümmten, Platte. Es steht mit dem oberflächlich gelegenen Epiderm durch Kanäle, die schräg von hinten aussen gegen vorn innen verlaufen, in Verbindung. Im Marke sind Reste eines embryonal wohl einheitlichen Lumens vorhanden (Kanalmark). Man unterscheidet auf dem Querschnitt meist 5 enge Lumina von runder oder länglicher Form nebeneinander, die gegen vorn und hinten zu bald enden, also abgeschlossene Räume (Markhöhlen) vorstellen. Am reichlichsten entwickelt sind ganz seitlich gelegene (laterale) Höhlen; die übrigen, minder häufigen, sind als mediale und admediale zu unterscheiden. Sie liegen immer der dorsalen Markgrenze etwas näher als der ventralen. An die Markhöhlen stossen die distalen Enden der Stützzellen und vereinzelt vorkommender Drüsenzellen; eine Cuticula kleidet das Lumen aus. Die Zellkörper verlaufen divergierend gegen die obere und untere und, soweit es die Zellen der lateralen Regionen anlangt, auch gegen die

lateralen Markgrenzen; die gegen oben gewendeten Zellen sind die kürzesten. Auf dem Quer- und Sagittalschnitt sieht man die Stützzellen in Gruppen angeordnet, die an der dorsalen und ventralen Markgrenze entspringen und mit ausgekehlter Endfläche an den Lumina auslaufen und diese nicht allein oben und unten, sondern auch seitlich begrenzen. Zwischen den einzelnen Lumina finden sich nur Nervenzellen und -fasern und da diese leicht zusammenschrumpfen liegen hier meist künstlich entstandene Lücken vor.

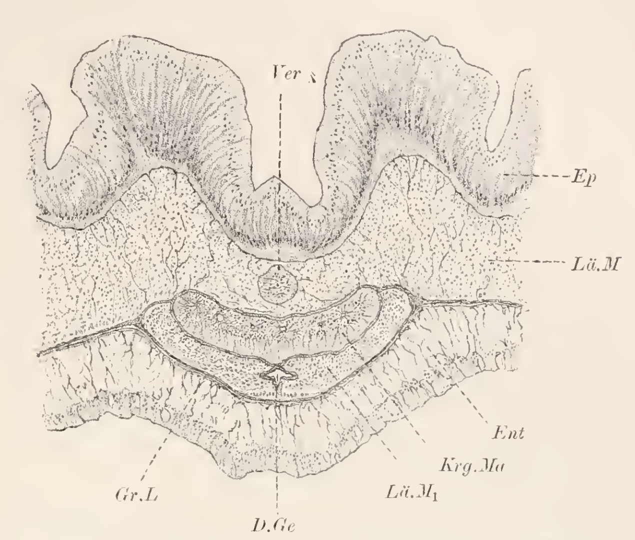


Fig. 541. *Ptychodera clavata*, Kragenmark (*Krg.Ma*) und Umgebung. *Ep* Epiderm, *Ver* Verbindungskanal zum Kragenmark, *Ent* Enteroderm, *Gr.L* Grenzlamelle, *D.Ge* dorsales Gefäss. *Lä.M* Längsmuskulatur, *Lä.M*$_1$ desgl., tiefliegendes Feld.

Zwischen den basalen Abschnitten der Stützzellen breitet sich die Nervenfaserlage aus und bildet einen geschlossenen Ring, der dorsal schwächer als ventral und seitlich entwickelt ist. Die Nervenzellen liegen zwischen den distalen Hälften der Stützzellen, nur wenige kommen auch in der Faserlage selbst vor. Strukturell zeigen alle Gebilde des Markes vollkommen die gleiche Beschaffenheit, wie an den Nervenstreifen des Rumpfes. Das Mark repräsentiert den in die Tiefe gesunkenen und völlig abgefalteten, dorsalen Nervenstreifen des Kragens.

Die Verbindungskanäle kommen in geringer Zahl (etwa 5) vor, stehen in ungleichen Entfernungen von einander und sind von verschiedener Dicke. Manchmal enthält der eine oder der andere von ihnen ein kanalartiges enges Lumen, das in die medialen Markhöhlen einmündet und wie diese von einer Cuticula ausgekleidet ist. In solchen Fällen ist der Bau der gleiche wie im Mark; das Lumen wird von kurzen radial gestellten Stützzellen umgeben, zwischen deren basalen Enden eine dünne Nervenfaserlage sich ausbreitet. Das Kanalepithel schlägt sich am Marke in dessen dorsale Wand um. Am Epiderm ist weder eine Ausmündung des Lumens, noch ein Umschlag des Epithels in das epidermale nachweisbar, wenngleich auch keine scharfe Grenze vorliegt und die Faserlagen ineinander umbiegen. Es lässt sich nicht sicher feststellen, wie an jenen Kanälen, die eines Lumens entbehren, die Stützzellen distal enden. Zweifellos ist der Mangel eines Lumens durch Schwund desselben zu erklären; an seine Stelle ist eine centrale Naht (Raphe) getreten, ebenso wie es beim *Amphioxus* im dorsalen Bereiche des Markes der Fall ist (siehe dort weiteres). — Nervenzellen sind im Kanalepithel nicht mit Sicherheit nachzuweisen.

Kiemendarm.

Der Darm der Kiemenregion gliedert sich im Querschnitt in drei Hauptregionen, welche selbst wieder eine mehr oder minder reiche Gliederung aufweisen. Dorsal liegt die eigentliche Kiemen- oder respiratorische Region. Sie zeigt seitliche Durchbrechungen der Darmwand (Kiemenspalten), die in besondere Darmdivertikel, die Kiementaschen einmünden. Die Taschen selbst wieder münden durch die Kiemenporen an der dorsalen Seite des Tieres nach aussen. Die dritte oder nutritorische Region liegt ventral und steht mit der respiratorischen durch einen schmalen spaltartigen Zugang, der in vivo geschlossen gehalten werden kann, in Verbindung (Darmenge).

Die respiratorische Region hat auf dem Querschnitt die Form eines Herzens mit flachem Einschnitt. Der Einschnitt liegt dorsal, die Herzspitze entspricht der Darmenge. Kompliziert ist Form und Bau der lateralen Kiemenspalten. Jede der senkrecht stehenden, primären Spalten hat die Form eines schmalen Hufeisens, dessen beide Schenkel (sekundäre Spalten) dorsal blind enden, ventral dagegen zusammenhängen. Zwischen je zwei Schenkeln liegt ein Kiemenbogen, und zwar bezeichnet man jene Bogen, die zwischen den primären Spalten liegen und von oben nach unten durchlaufen, als primäre oder Hauptbogen; die anderen dagegen, welche im Hufeisen ventral frei enden, als sekundäre Bogen oder Zungen. Jeder Bogen hat eine nicht unbeträchtliche Breite, welche sich zwischen Darm- und Taschenlumen schiebt; zugleich eine geringere Länge, die die einzelnen Spalten trennt und besonders an den Hauptbogen unbedeutend ist (Fig. 538).

Die sekundären Kiemenspalten werden durch Verbindungen der Bogen (Synaptikeln) in eine Anzahl übereinander gestellter, fensterartiger Lücken zerlegt. Es ist aber zu beachten, dass die Synaptikeln, welche rundliche Balken vorstellen, nur die Innenkanten der Kiemenbogen verbinden, dass also der weitaus grössere Spaltenbereich ungeteilt bleibt.

Ueber die Form der nutritorischen Region siehe bei Uebersicht. Uebrigens wechselt die Form je nach den Kontraktionszuständen ausserordentlich. Die Kiementaschen haben auf dem Querschnitt die Form einer Sichel, mit lateralwärts gewendeter konvexer Seite. Die ventralen Sichelenden dringen ein Stück zwischen die nutritorische Darmregion und den Hautmuskelschlauch vor. Vor allem durch die Entwicklung der Kiementaschen erscheint das zwischen Darm und Haut gelegene Cölom ausserordentlich eingeengt.

Nutritorischer Teil. Dieser Teil lässt eine flache, gewölbte dorsale Fläche und zwei, bei verschiedenen Kontraktionszuständen des Tieres verschieden steil gestellte, latero-ventrale Flächen unterscheiden, die am Grenzstreifen in das Epithel des respiratorischen Teils übergehen. Ueberall ist sein Epithel ziemlich gleichartig beschaffen, nur die Höhe schwankt; dorsal ist es durchschnittlich höher als lateroventral. Ausserdem zeigt es papillenartige Erhebungen, die an der Grenze zum respiratorischen Epithel zu den Grenzstreifen verfliessen.

Das Epithel besteht vorwiegend aus Wimperzellen (Nährzellen) und Schleimzellen; daneben kommen noch einzelne Eiweisszellen und

Nervenzellen vor. In der Tiefe liegt eine dünne Nervenlage, die an der dorsalen Fläche nicht unmittelbar an die Grenzlamelle anstösst, sondern gegen diese hin einen schmalen Raum faserfrei lässt, der um so höher, je näher der Mediallinie gelegen, ist. Im allgemeinen hat das Epithel grosse Aehnlichkeit mit dem der epidermalen Drüsenwülste; eine kurze Uebersicht wird daher genügen. Auch die merkwürdigen Körnerhaufen kommen vor.

Die Wimperzellen zeigen vor allem Uebereinstimmung mit den epidermalen Deckzellen. Der faserartige Zellkörper mit distaler leichter Verbreiterung, mit Basalkörnern an der Grenze der Fäden und Wimpern, mit Fussstücken und Bulben an den Wimpern, mit einer dünnen Cuticularschicht und mit Schlussleisten: alles gleicht den entsprechenden Deckzellstrukturen, so dass auf diese verwiesen werden kann. Nur sind die Wimpern etwa um das Doppelte länger und etwas kräftiger als an den Deckzellen. Die Kerne sind länglich und liegen meist etwas über der Mitte der Zellhöhe.

An den Schleimzellen wiederholen sich gleichfalls alle beim Epiderm erwähnten Strukturdifferenzen. Sie durchsetzen das Epithel bis zur Nervenfaserlage und sind dünn im unreifen oder im nicht verquollenem Zustande; verquollen dagegen schwellen sie mächtig an und sind bald dunkel, bald hell, bald gar nicht gefärbt. Oft ist nur der distale Teil verquollen oder noch nicht entleert und dann der basale schwer zu erkennen.

Die Eiweisszellen kommen nur sehr spärlich vor und sind wie im Epiderm gestielt. Näheres über sie, wie über die Nervenzellen und -fasern, ist bei Epiderm nachzulesen.

Respiratorischer Teil. Dieser zeigt bei weitem nicht die Gleichartigkeit des nutritorischen Teiles. Wir haben folgende Regionen zu unterscheiden. Dorsal ist ein ununterbrochener mittlerer Streifen von beträchtlicher Breite vorhanden (Epibranchialstreifen). Die seitlichen Flächen sind von den senkrecht stehenden Kiemenspalten durchbrochen und derart ist das Epithel in senkrecht gestellte schmale Innenstreifen gegliedert, welche an den Hauptbogen Grenz- und Epibranchialstreifen miteinander verbinden, an den Zungen dagegen zwar mit den Epibranchialstreifen zusammenhängen, ventral aber, entsprechend der Endigung der Zungen, frei enden.

Die genannten Regionen repräsentieren das eigentliche Darmepithel im respiratorischen Teil des Kiemendarms. Zu unterscheiden davon ist das Epithel, das die Kiemenspalten auskleidet (Spaltenepithel). Hier sind zunächst obere und untere Grenzflächen (Arkaden) und vordere und hintere, oder Seitenflächen, die an den Kiemenbogen liegen, zu unterscheiden. Die unteren Arkaden sind ausgedehnter als die oberen, da sie die ganze Länge einer primären Kiemenspalte, die oberen aber nur die geringe einer sekundären Spalte, umfassen.

Nach seiner Beschaffenheit zerfällt das Epithel der respiratorischen Region in zwei Bereiche. Der eine enthält drüsiges Epithel, das sich am Epibranchialstreifen und an den Innenstreifen der Zungen vorfindet. Es erscheint als direkte Fortsetzung des Epithels der Grenzstreifen. An den Epibranchialstreifen ist die Nervenfaserlage verdickt und nimmt den Charakter eines Nervenstammes an.

Der zweite Bereich ist als drüsenloses Epithel zu unterscheiden. Hierhin gehören die Innenstreifen der Hauptbogen, ferner

das gesamte die Kiemenspalten begrenzende Epithel. Dieses Epithel liegt in zweierlei Ausbildung vor. An den Arkaden und längs eines schmalen Streifens jederseits an der Uebergangsstelle der Innenstreifen in das Spaltenepithel (intermediale Streifen), sowie an den freien ventralen Enden der Zungen, fehlen die Wimpern; dagegen sind die breiten Seitenflächen (Seitenstreifen) mit mächtigen, die Innenstreifen der Hauptbogen mit zarten, Wimpern ausgestattet. Doch haben beiderlei Epithelien, ausser dem Mangel an Drüsenzellen, gemeinsam, dass die Nervenfaserlage eine sehr dünne ist. Ob Nervenzellen vorkommen, bleibt fraglich.

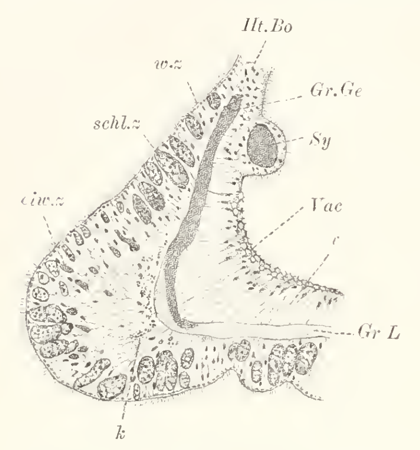


Fig. 542. *Ptychodera clavata*, Darmenge. *Ht.Bo* Hauptbogen, *Sy* Synaptikelstab (quer), *Vac* vakuolärer Streifen (auf Oberfläche das Schlussleistennetz angedeutet), *v* Vakuole, *Gr.L* Grenzlamelle mit Grenzgefäss (*Gr.Ge*), *w.z*, *schl.z*, *eiw.z* Wimper-, Schleim-, Eiweisszellen des Grenzwulsts, *k* Körnelung basal zwischen den Deckzellen.

Das wimperlose Epithel besteht an den ventralen Arkaden aus hohen vakuolären Zellen, deren Zellkörper nur distal dicht beschaffen ist (Fig. 542), hier meist den Kern enthält und von einer deutlichen dünnen Cuticula, nach Art der beim Epiderm beschriebenen, überzogen wird. Der übrige grössere Zellbereich ist von einer grossen Vakuole eingenommen und zeigt das Sarc auf eine dünne Wand und auf wenige zarte Stränge im Innern beschränkt. Dieses charakteristische Epithel schneidet scharf, aber nur strukturell, nicht der Höhe nach, gegen das der Grenzstreifen ab. Dagegen ist das Epithel der Innenstreifen an den Hauptbogen, der dorsalen Arkaden, der intermedialen Streifen und auch der Seitenstreifen nur eine Modifikation von ihm. Die Zellen sind hier niedrig cylindrisch oder noch flacher, enthalten kleine Vakuolen und zeigen den runden Kern in mittlerer Lage. Die Cuticula ist überall nachweisbar. Dieses Epithel überkleidet auch die Synaptikeln.

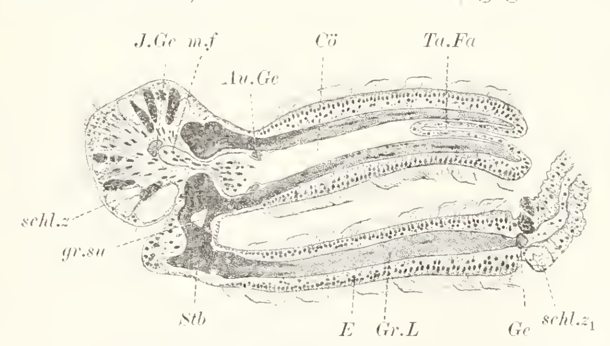


Fig. 543. *Ptychodera clavata*, ein Zungen- und Hauptbogen des Kiemendarms quer geschnitten. *schl.z* Schleimzelle des Innenstreifens der Zunge, *schl.z*$_1$, desgl. eines Septums an der Grenze zum Hauptbogen, *Ge* Gefäss des Letzteren, *J.*, *Au.Ge* Innen- und Aussengefäss der Zunge, *Cö* Cölom derselben, *m.f* Muskelfasern, *Ta.Fa* Falte der Kiementasche, in das Zungencölom vorspringend, *Gr.L* Grenzlamelle (Bogenplatte), *Stb* Stab, *gr.su* Grundsubstanz im Synaptikelstab, *E* Wimperepithel.

Das Wimperepithel der Seitenstreifen (Fig. 543) zeichnet sich durch sehr regelmässige Ausbildung und Anordnung aus. Die Oberfläche

jeder Zelle ist länglich elliptisch umgrenzt und die Längsachsen der Ellipsen liegen parallel zur Längsachse der Kiemenspalte. Die Wimpern sind in Reihen gestellt. Sie zeigen nur sehr kurze Fussstücke und schlagen gegen die Kiementaschen hin; die Cuticula ist sehr zart entwickelt, um so deutlicher treten die Blepharochondren hervor. Meist haften die Wimpern der einander zugekehrten Spaltenseiten, die sich leicht durchflechten, so innig bei der Konservierung aneinander, dass eher die Zellen von der Grenzlamelle abreissen, als dass die Durchflechtung sich löst.

Kiementaschen. Lateral von jeder Kiemenspalte liegt eine Kiementasche, an der eine vordere, hintere, dorsale, ventrale und laterale Wand zu unterscheiden sind. Auch eine mediale Wand ist vorhanden und wird durch die Aussenfläche der Zungen gebildet. Hier bietet sich insofern eine Komplikation, als das mediale Epithel in die Zunge selbst sich tief einsenkt (Zungenfalten), also der Taschenraum auf Kosten des Zungencöloms vergrössert ist. Das Epithel ist ein gleichförmiges und niedriges, stellenweise, so z. B. in den eben genannten Zungenfalten, sogar ein ziemlich plattes. Schleimzellen kommen nur vereinzelt, regelmässig vor allem an der Grenze gegen das Wimperepithel der Seitenstreifen an den Spalten vor. Wimpern fehlen dem Taschenepithel; auch eine Cuticula ist nicht sicher zu unterscheiden.

Die Kiementaschen stehen durch die Kiemenporen mit der Aussenwelt in Verbindung. Die Poren liegen dorsal, an der unscharfen Grenze der dorsalen und lateralen Fläche jeder Tasche, die bogenförmig ineinander übergehen. Entodermales und ektodermales Epithel gehen am Porus allmählich, ohne scharfe Grenze, ineinander über.

Muskulatur.

Die Muskulatur zerfällt in eine ektopleurale und entopleurale und in eine beide Cölomblätter verbindende radiale. Wir betrachten zunächst die erstere. Die ektopleurale Muskulatur (Hautmuskelschlauch) besteht aus einer schwachen äusseren Ringmuskellage und einer kräftigen inneren Längsmuskellage. Erstere ist im ganzen Umkreis unter der Grenzlamelle des Epiderms entwickelt und wird regelmässig nur jederseits dorsal zwischen Kiemenfurche und Lateralseptum, wo die Lamelle verdickt ist, vermisst. Sie zeigt nur wenige Schichten von Fasern; lokal ist sie leicht geschwellt oder weist auch Lücken auf. Die Längsmuskellage zeigt Unterbrechungen am dorsalen und ventralen Längsgefäss, sowie an den Kiemenfurchen. Sie gliedert sich auf diese Weise in zwei grosse ventro-laterale Felder, die auch die Genitalflügel auskleiden, und in zwei viel kleinere dorsale Felder; dazu kommt noch jederseits am Innenwinkel der Genitalflügel ein sehr kleines dorsolaterales Feld, das von einer besonderen Lamelle (Lateralseptum) abgeschlossen wird. Es gehört entwicklungsgeschichtlich nicht zur Kiemenregion, sondern schiebt sich embryonal aus der Leberregion als Ausstülpung des Cöloms nach vorn, wo es gegen den Kragen hin verstreicht.

Die Muskulatur wird von glatten Fasern gebildet, die lang und dünn sind und an den Enden allmählich spitz auslaufen. Die länglichen kleinen Kerne, liegen den Fasern innig an. Ein fibrillärer Aufbau ist nur an günstigen Stellen zu erkennen; im allgemeinen

erscheint jede Faser als homogenes dickes Band, das um so kräftiger ist, je stärker es sich kontrahiert hat. In der Längsmuskellage sind die Fasern der inneren Schichten im allgemeinen dicker als die der äusseren. Ueber den Zusammenhalt der Fasern siehe bei Bindegewebe.

Die entopleurale Muskulatur ist nur schwach entwickelt und allein gut bei Eisenhämatoxylinfärbung zu studieren. Es ist nur eine Ringmuskelschicht vorhanden, welche die nutritorische Region und die Kiementaschen umspannt. Auch in den Zungen, welche eine blindsackartige Fortsetzung des Cöloms enthalten, finden sich längs der inneren Wand des Blindsacks cirkulär zum Darmlumen verlaufende Fasern. Ueberall sind die Ringfasern nur in einer einfachen Schicht angeordnet und zeigen die gleiche Struktur wie in der Ektopleura.

Die radiale Muskulatur wird von Fasern gebildet, die mit dem einen Ende an der Lamelle der Haut, mit dem anderen entweder gleichfalls an der Grenzlamelle der Haut oder an der des Darmes anheften. Wir können nach der Endigungsweise drei Fasergruppen unterscheiden. Die erstere verbindet die äussere und innere Grenzlamelle der Genitalflügel und durchsetzt beide Längsmuskellagen derselben, sowie deren Cölom, soweit es nicht von den Gonaden eingenommen ist (quere Flügelfasern). Die zweite Gruppe hat ein umfangreiches äusseres Ansatzgebiet. Es strahlen von der dorsalen und seitlichen Leibeswand Fasern in die Septen ein, welche die Vorder- und Hinterwände der Kiementaschen von einander trennen und welche direkte Fortsetzungen der Hauptbogen sind. Sie dringen hier, wie Frontalschnitte lehren, bis an die Hauptbogen selbst vor, wo sie enden. Entsprechend den äusseren Ansatzstellen können die radialen Septalfasern, wie wir sie nennen wollen, ganz entgegengesetzten Verlauf im Bereich jeder Körperseite haben, indem sie einerseits von der dorsalen Körperfläche zu den Septen absteigen, andererseits von dem ventralwärts gelegenen Bereiche der seitlichen Körperfläche zu den Septen fast senkrecht aufsteigen. Von der Umgebung des dorsalen Blutgefässes strahlen auch radiale Fasern in die Cölomblindsäcke der Zungen ein und verlaufen hier, locker verteilt, bis an deren ventrales Ende; dabei kommen unter dem Epibranchialstreifen Ueberkreuzungen von Muskelfasern vor.

Die dritte Gruppe geht von der ventralen und ventrolateralen Körperfläche aus zur ventralen Fläche der nutritorischen Darmregion. Die am meisten dorsalwärts entspringenden radialen Darmfasern ziehen ziemlich steil nach abwärts und überkreuzen dabei die aufsteigenden radialen Septenfasern. Nach innen von den Ueberkreuzungen bleibt jederseits zwischen Kiementaschen und nutritorischer Region ein muskelfreier Cölomraum (Seitenkanal).

Ueber die Gefässmuskulatur siehe bei Blutgefässen.

Bindegewebe.

Das Bindegewebe ist im ganzen nur spärlich entwickelt, und liefert an Bindesubstanzen vor allem die Grenzlamellen unter dem Epiderm und Enteroderm, die an letzterem lokal, an den Kiemen, bedeutende Stärke gewinnen. Wir haben zu unterscheiden zwischen

ekto- und entopleuralem Bindegewebe, die beide, infolge sekundärer Auflösung des Cölothels und Erfüllung der Cölomräume, miteinander direkt zusammenhängen. Ein Cölothel kommt nur an wenigen Stellen, z. B. an den Gonaden und Mesenterien, vor; doch fehlen spezifische Cölothelzellen auch anderorts nicht, finden sich vielmehr einzeln oder zu Gruppen geordnet überall in der Leibeshöhle verstreut (siehe näheres weiter unten).

Zum Bindegewebe gehören: Bindezellen, eine weiche schleimige Grundsubstanz und eine feinfibrilläre Fasersubstanz, die lokal den Charakter des Stabgewebes annimmt. Die Bindezellen sind verästelte Elemente von geringer Grösse, die als Bildner aller Bindesubstanzen aufzufassen sind. Ein genaueres Studium ihrer Struktur ist sehr schwierig. Man erkennt undeutlich ein zartes fädiges Gerüst; der kleine elliptische, oft abgeplattete, Kern färbt sich dunkel. Fibrilläre Fasersubstanz bildet die Grenzlamellen, die lokal beträchtliche Dicke erreichen, so an den Kiemenbogen und unter dem Epiderm zwischen Kiemenfurchen und Lateralsepten. Wo Blutgefässe eingelagert sind, spalten sich die Lamellen in ein äusseres und inneres Blatt, welche den Blutraum umschliessen. Man erkennt in ihnen bei genauerer Untersuchung feine, wohl in der Hauptsache longitudinal verlaufende, Bindefibrillen oder feinste Fasern, die durch spärliche Mengen von Grundsubstanz verkittet werden und in dünnen Schichten angeordnet sind. Die Zellen verteilen sich sehr vereinzelt in den Lamellen und sind auch an den Verdickungen letzterer nicht häufig.

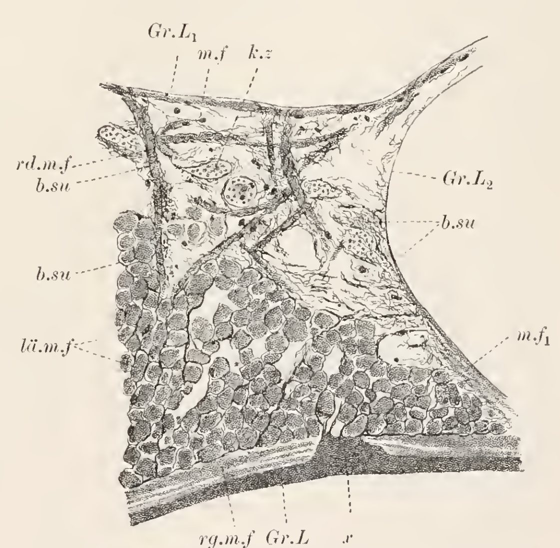


Fig. 544. *Ptychodera clavata*, Begrenzung des ventralen Gefässes, zur Darstellung des Bindegewebes *Gr.L* Grenzlamelle des Epiderms, *x* Septum derselben, zwischen die Ringmuskulatur (*rg.m.f*) vorspringend, in Zusammenhang mit dem Bindesubstanznetz (*b.su*), das die Längsmuskelfasern (*lä.m.f*), Radialfasern (*rd.m.f*) und Ringfasern des Darms (*m.f*) und des ventr. Gefässes ($m.f_1$) umgibt und die Leibeshöhle durchsetzt, $Gr.L_1$ und L_2 Grenzlamelle des Darms und Gefässes, *k.z* Körnerzelle.

Aeusserst spärlich tritt Bindesubstanz (Fig. 544) in den Muskellagen auf; am reichlichsten noch zwischen den Ringfasern der Haut, wo der Längsschnitt zarte Septen in regelmässigen engen Intervallen von der Grenzlamelle vorspringend zeigt. Die Ringfasern verlaufen zwischen den Septen, diesen parallel; die Radialfasern laufen an den Septen aus. Letztere setzen sich auch weiter einwärts längs der Radialfasern als äusserst zarte bindige Hülle fort, die an Toluoidinpräparaten, wo sie sich mit einem Stich ins Rötliche bläut, besser als an VAN GIESON-Präparaten, wo sie kaum merkbar gerötet wird, zu unterscheiden ist.

Auch die Längsfasern sind derart eingescheidet (Perimysium). An die Scheiden treten die zarten Fortsätze von vereinzelt in der Muskulatur liegenden Zellen heran, die auch von einem bindigen Ueberzuge eingescheidet sind.

Am leichtesten sind die Bindezellen in den Cölomräumen nachweisbar, wo ihre zarten Fortsätze sich in der schleimigen Grundsubstanz ausbreiten. Auch die Seitenkanäle bleiben von ihnen nicht frei. Die Zellen enthalten wenige Granulationen eingelagert, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen. Im Cölom lassen sich auch deutlich lamellöse Züge von Bindesubstanz nachweisen, die die Fortsätze der Zellen untereinander und mit den Grenzlamellen verbinden und die radialen Muskelfasern und die Peritonealzellen umscheiden. Von diesen Scheidenbildungen nicht scharf zu sondern ist ein zäher Schleim, der das Cölom erfüllt und als weiche Grundsubtanz gedeutet werden muss, da er sich färberisch wie die Scheiden verhält und bei der Konservierung fadenartig gerinnt. Es lässt sich ein allmählicher Uebergang zwischen dieser Grundsubstanz, dem Perimysium und den Lamellen nachweisen.

Die als Cölothelzellen zu bezeichnenden Elemente finden sich überall, obgleich oft nur sehr vereinzelt, längs der peritonealen Grenzflächen der Ekto- und Entopleura, nicht selten aber auch in losen Gruppen verteilt, so z. B. in den Seitenkanälen. Am reichsten angehäuft sind sie in der Umgebung des dorsalen und ventralen Längsgefässes, also an den Mesenterien, wo sie alle Lücken zur Muskulatur dicht erfüllen. Am dorsalen Gefäss bilden sie ein echtes Endothel, das aus ziemlich grossen kurzcylindrischen, blasig ausgebildeten, Zellen besteht, deren Sarc in Gerüstmaschen feine schwärzbare Körner enthält. Am ventralen Längsgefäss kommen sie gleichfalls in endothelialer, aber viel loserer, Anordnung vor, von Bindezellen und den bindigen Lamellen unterbrochen. Ueber das Cölothel an den Gonaden siehe bei Gonaden. Die frei liegenden Cölothelzellen enthalten gleichfalls Vakuolen, von meist nur geringer Grösse, in denen glänzende gelbe Körner liegen, die sich nur mit Toluoidin, und zwar grünlich, färben. Im Gerüst, das die Vakuolen trennt, finden sich reichlich kleinere Körner, die Eisenhämatoxylin schwärzt. Es lässt sich nachweisen, dass erstere Körner aus den letzteren hervorgehen; wir haben beide Körnerarten wohl als Trophochondren zu deuten. Vereinzelte, mit gelben Körnern erfüllte, Zellen konnten auch in den Gonaden nachgewiesen werden.

Eine besondere Besprechung verlangt das Bindegewebe der Kiemenbogen. Wir finden in den Hauptbogen eine derbe Grenzlamelle (Bogenplatte) zwischen den beiderseitigen Spaltenepithelien, an deren Aussenkante die radialen Septalfasern zum Teil inserieren. Die Platte ist eine direkte Fortsetzung der zarteren Grenzlamellen, welche unter den Taschenepithelien der Septen liegen und an denen die übrigen radialen Septalfasern enden. Das Cölom erstreckte sich ohne Zweifel embryonal auch in die Hauptbogen selbst, wurde aber völlig reduziert, wodurch beide Grenzlamellen zur Berührung kamen. Jede Bogenplatte ist eine Doppelbildung, als welche sie sich auch an mehreren Stellen erweist (siehe unten). In den Zungen erhielt sich das Cölom, allerdings ohne deutliche Endothelauskleidung, vielmehr wie das Körpercölom von verästelten Bindezellen durchsetzt. Im Zungencölom ist, wenigstens an der inneren Fläche, eine zum Darmlumen cirkulär ge-

stellte einfache Muskellage vorhanden; lateralwärts davon verlaufen radiale, vom dorsalen Gefäss her einstrahlende, Muskelfasern, in unregelmässiger Anordnung. Wie bemerkt wird der Cölomraum durch die Taschenfalte eingeengt. Längs dieser Falte und unter dem mächtig entwickelten Innenepithel ist nur eine zarte Grenzlamelle vorhanden; sie ist dagegen seitwärts, wie in den Hauptbogen, zu den Bogenplatten, deren jede Zunge zwei gesonderte enthält, verdickt.

In den dorsalen Arkaden stehen die Bogenplatten sämtlich in Verbindung (Arkadenplatten); in den ventralen Arkaden, die durch Zusammentreten der Hauptbogen gebildet werden, enden die Hauptplatten frei, nur leicht gabelig gespalten. Die Arkadenplatten beider Körperseiten stossen in der dorsalen Mediallinie dicht aneinander, hängen aber nicht direkt, ausser durch Vermittelung einer zarten Grenzlamelle unter dem Epibranchialstreifen, miteinander zusammen. Bei Flächenbetrachtung sieht man, dass die Arkadenplatten nur zwischen je einer Hauptplatte und den benachbarten Zungenplatten entwickelt sind; die Zungenplatten einer Zunge sind nur durch die, allerdings etwas verstärkte, Grenzlamelle verbunden. Aber auch die Arkadenplatten übergreifen nicht die ganze Breite der Arkade, sondern nur deren mediale Hälfte, und so kräftig sie auch entwickelt sind, unterscheidet sich ihr Gewebe doch färberisch von den Bogenplatten, die man in ihnen noch deutlich unterscheiden kann.

Noch eine weitere Verbindung giebt es zwischen Haupt- und Zungenplatten, die zwischen den Zungenplatten fehlt. Es sind die Synaptikeln, runde Stäbe, die die Innenkanten der genannten Platten im ganzen Verlauf derselben, jederseits zu etwa 20 und mehr, verbinden.

Die Struktur jeder Bogenplatte ist eine komplizierte. Zunächst ist nochmals hervorzuheben, dass jede Hauptplatte eine Doppelplatte darstellt, deren beide Lamellen sehr dicht aneinander gefügt sind. Die Doppelnatur ist am besten am ventralen Ende ersichtlich, wo die Lamellen gabelförmig auseinander weichen; ferner an der Innenkante, die im allgemeinen dicker ist als die Aussenkante und an den Hauptbogen in zwei parallele Gabelplatten sich auflöst. Sie macht sich aber auch im übrigen Bereiche bemerkbar, indem die mittlere Schicht reicher an Grundsubstanz ist als die peripheren Schichten und einzelne Zellen, Reste des Bildungsgewebes, enthält. Jede Platte gleicht einem schmalen Keil, dessen Rücken innen, dessen Schneide aussen liegt und in die Lamellen der Kiementaschen übergeht. Der Struktur nach sind die Platten, wie alle Grenzlamellen, geschichtet und jede Schicht besteht wieder aus Bindefibrillen, die durch eine homogene Grundsubstanz verbunden sind. Die Fibrillen färben sich mit der van Gieson-Methode rot, während die Grundsubstanz hell bleibt. Da im Innern der Synaptikeln die Grundsubstanz weit überwiegt, wird die Achse ersterer nicht gefärbt und sticht scharf vom übrigen Gewebe ab. Auch an den Arkadenplatten überwiegt die Grundsubstanz, worin ihre Verschiedenheit von den Bogenplatten besteht. An diesen selbst macht sich eine andere Differenz bemerkbar. Jede Platte wird am Rücken, bis gegen die Mitte hin, durch Eisenhämatoxylin geschwärzt, während der äussere Schneidenteil ungefärbt bleibt. Auch die Synaptikelrinde schwärzt sich; an den Plattenrücken bleiben die peripheren Schichten nicht selten hell. Man bezeichnet die sich schwärzenden Plattenteile, die von besonders fester, elastischer Be-

schaffenheit sind, als Kiemenstäbe (Haupt- und Zungenstäbe). Ihre spezifische Färbbarkeit beruht auf einem eigenartigen chemischen Verhalten der Grundsubstanz, während die Bindefibrillen, die hier wie an den übrigen Plattenteilen vorkommen, unverändert sind. Das schwärzbare Fasergewebe ist als Stabgewebe zu bezeichnen (siehe auch bei *Anodonta* und bei *Amphioxus*). Bemerkt sei, dass das Eichelskelet auch von Stabgewebe gebildet wird.

Ueber die Genese des Kiemenskelets lässt sich im speziellen noch folgendes aussagen. Es wird von Bindezellen gebildet, die den Platten, soweit sie von Mesoderm begrenzt werden (Zungen), dicht nach Art eines lockeren Endothels anliegen, die aber auch vereinzelt im Innern der Platten vorkommen, so vor allem in der an Grundsubstanz reichen Mittelschicht der Hauptplatten, die schliesslich sogar an der enterodermalen Plattenseite in seltenen Fällen nachzuweisen sind. Es sind platte oder spindelige Zellen von der weiter oben geschilderten Struktur. Gegen die Schneide der Platten hin, sind sie etwas häufiger; hier ist auch die Färbung der Platten meist eine schwächere.

Blutgefässe.

5 Längsgefässe sind auf dem Querschnitt zu unterscheiden. Als Hauptgefässe repräsentieren sich ein dorsales und ein ventrales, die beide in den Mesenterien eingebettet liegen und mit cirkulären Muskelfasern ausgestattet, also kontraktil, sind. Das Rückengefäss treibt das Blut in die Kiemen; der Blutstrom verläuft in ihm von hinten nach vorn. Das Bauchgefäss empfängt das Kiemenblut, allerdings auf Umwegen; der Blutstrom verläuft in ihm von vorn nach hinten. Als eigentliche Sammelgefässe des Kiemenblutes sind zwei Längsgefässe zu betrachten, die unter den Grenzstreifen, jederseits an der Darmenge, liegen (Grenzgefässe) und mit dem ventralen Gefässe durch ein Kapillarnetz in Verbindung stehen. Die übrigen zwei Längsgefässe liegen jederseits dorsal in den Lateralsepten (Lateralgefässe). Sie entspringen in der vorderen Kiemenregion aus den ektosomatischen Schlingen; in der Genitalregion nähern sie sich mehr und mehr, dem Septum folgend, der Darmwand und münden in deren Kapillarnetz ein. Sie stehen mit dem Gefässplexus der Gonaden in Zusammenhang und können deshalb auch als Genitalgefässe bezeichnet werden.

Rücken- und Bauchgefäss stehen durch ektosomatische und entosomatische Gefässschlingen in Verbindung. Entsprechend jedem Ringwulst des Epiderms, und zwar dessen vorderer Kante genähert, verlaufen in der Grenzlamelle cirkuläre Gefässe (ektosomatische Schlingen), die auch untereinander durch unregelmässig geordnete Kapillaren zusammenhängen. Am Darm ist ein Kapillarnetz vorwiegend am nutritorischen Teil entwickelt; die vorhandenen Kapillaren stehen einerseits mit den Grenzgefässen, andererseits mit dem ventralen Gefäss in Zusammenhang. Am respiratorischen Teil finden sich dagegen regelmässig geordnete Ringgefässe (endosomatische Schlingen oder Kiemengefässe), von denen eines auf jeden Hauptbogen und drei auf jede Zunge kommen. Die Hauptbogengefässe verlaufen an der Aussenkante der Bogenplatte; von den Zungengefässen liegt eines unter dem inneren Epithelstreifen (inneres Gefäss), die beiden andern liegen den Zungenplatten an,

und zwar auf deren cölomaler Seite, also einander zugekehrt (äussere Gefässe). Die äusseren Gefässe stehen mit dem inneren Gefässe durch Kapillaren in Zusammenhang und gehen am ventralen freien Rande der Zungen ineinander über. Nur die Hauptbogengefässe münden in die Grenzgefässe ein; sie entsprechen den Aortenbogen der Euchordaten. Die Grenzgefässe selbst sind den Aortenwurzeln der Euchordaten zu vergleichen (siehe näheres über den Vergleich im allgemeinen Teil, Architektonik, bei *Amphioxus*). Bemerkt sei noch, dass sich die Gefässe der Kiemenbogen dorsal vor ihrem Eintritt in das Rückengefäss zu unpaaren aufsteigenden Gefässen vereinigen.

An den Hauptgefässen ist eine endotheliale Auskleidung gelegentlich, aber nicht immer, zu erkennen. An den Kapillaren ist ein Endothel selten mit Sicherheit nachweisbar. Sie repräsentieren einfach Spalten in den Lamellen, die an den Präparaten entweder leer vorliegen und dann oft schwer nachweisbar sind, oder Blutgerinnsel, in seltenen Fällen auch einzelne Blutzellen, enthalten. Die Endothel- und Blutzellen sind kleine unscheinbare Elemente von wechselnder Gestalt und gelegentlich gekörntem Inhalte. Das Blutgerinnsel ist von gleichartig körniger Beschaffenheit und färbt sich rot mit Säurefuchsin, grün mit Toluoidin.

Die Ringmuskulatur des Rücken- und Bauchgefässes liegt ausserhalb von einer kräftigen bindigen Intima, welche mit den ekto- und entosomatischen Lamellen an den Einmündungen der Gefässschlingen zusammenhängt. Die Fasern sind in einer einfachen Schicht jederseits geordnet und biegen an den oberen und unteren Flächen der Gefässe ineinander um; ein direkter Zusammenhang mit der Ringmuskulatur dürfte an den Gefässverzweigungen vorliegen. Die Intima legt sich bei der Muskelkontraktion in enge feine Falten, die longitudinal verlaufen.

Gonade.

Die Gonaden sind in zwei Längsreihen angeordnete Säcke, die in der Leibeshöhle jederseits dicht aufeinander folgen und in den Submediallinien ausmünden. Ihre Verteilung ist keine regelmässig paarige, auch entspricht ihre Zahl in der Kiemenregion weder der Zahl der Kiemenspalten, noch der der ektosomatischen Blutgefässschlingen; sie ist geringer als beide, vor allem als erstere. Jeder Sack liegt seitlich neben den Kiementaschen und dringt in einen Genitalflügel vor, fast bis an dessen Ende. Auf dem Längsschnitt des Tieres ist er kreisförmig begrenzt, aber ungleich geschwellt. Derart ist auf den Querschnitten das Bild der Gonade ein verschiedenes; bald ist ein Sack in ganzer Länge getroffen und von gleichbleibender Weite; bald trifft man übereinander gelagerte bläschenartige Anschnitte, die auf folgenden Schnitten entweder enden oder miteinander verfliessen. Jeder Gonadensack sendet in der Höhe der Submediallinie einen kurzen Ausführungsgang durch die Muskulatur direkt nach aussen. — In der eigentlichen Genitalregion, welche auf die Kiemenregion folgt, geht vom Ausführungsgang aus ein blindsackartiger Ast jedes Gonadensacks bis dicht an die Mediallinie heran; jede Gonade erscheint hier aus drei Aesten bestehend: aus einem dorsalen, ventralen und medialen. Das Volumen des Querschnitts ist hier ein grösseres und die geschwellten Stellen nehmen den Charakter kurzer Blindsäcke an.

Die Gonaden zeigen ein Epithel und einen inneren Hohlraum, welch letzterer oft stark reduziert ist und an der völlig reifen Gonade von den Genitalzellen erfüllt wird. Dem Epithel liegt aussen eine zarte Grenzlamelle an, in der ein Netz von Kapillaren sich ausbreitet. Bei starker Füllung springen die Kapillaren gegen das Epithel vor. Die Grenzlamelle trägt aussen ein plattes peritoneales Endothel, das die Gonade vom Füllgewebe der Leibeshöhle scheidet. Die Cölothelzellen weichen hier strukturell von den weiter oben (Bindegewebe) besprochenen Elementen ab. Feine Muskelfasern in cirkulärer (?) Anordnung liegen, wie es scheint, ungleichartig verteilt der Grenzlamelle an.

Das Epithel zeigt sehr wechselnde Ausbildung. Die Gonade entsteht (Spengel) als solider Zellhaufen zwischen Epiderm und Muskulatur, der sich wahrscheinlich von Mesodermzellen ableitet. Der Haufen wird zum hohlen Schlauche, der später Verbindung mit dem Epiderm, in den Submediallinien, gewinnt und nun in die Leibeshöhle zu liegen kommt, deren peritoneale Auskleidung ihn umgiebt. Diese erhält sich deutlich auf der Gonade, während sie im übrigen den beschriebenen Charakter annimmt. Die Epithelzellen entwickeln sich fast im ganzen Bereiche der Gonade zu Dotterzellen (Fig. 545);



Fig. 545. *Ptychodera clavata*, unreife Gonade. *Do* Dotter im Innern, *ke* Kerne der Dotterzellen, *x* Conturen, *do.k* Dotterkörner derselben, *urg.z* Urgenitalzellen.

nur an wenigen Punkten (Keimherde) verharren die Zellen unverändert und werden hier leicht übersehen. Die Dotterzellen wachsen enorm heran und der aus ihnen austretende Dotter erfüllt oft die Sackhöhle vollständig. Erst im Frühjahr entwickeln sich die übrigen Epithelzellen, die als Urgenitalzellen zu bezeichnen sind, zu Genitalzellen und, bei den weiblichen Tieren, auch zu Wachstumszellen (Auxocyten), die später mit den Eizellen verschmelzen. Wir betrachten hier nur die Entwicklung der weiblichen Gonade, bis zum Wachstumsabschluss der Muttereier.

Dotterzellen. Die Dotterzellen sind Gebilde verschiedenen Aussehens mit äusserer sehr zarter Membran, welche den flachen kleinen Kern enthält, und innerer Dottersubstanz, die entweder in Ballen von mannigfaltiger Grösse oder als feinere Granulation vorliegt. Die Zellen sind an den Gonaden mit weitem Lumen regelmässig breit cylindrisch geformt und gleichmässig nebeneinander gestellt, auch von gleicher Höhe. Die Dottersubstanz wird in Körnern abgelagert, die

sich mit Hämatoxylin färben, an Grösse mächtig zunehmen und zuletzt in eine feinere Granulation zerfallen. Dabei verlieren die grossen Schollen peripher an Färbbarkeit und verfliessen zuletzt. Toluoidin färbt den Dotter nicht, Eisenhämatoxylin nur die groben Ballen, nicht deren Zerfallsprodukte. Durch Osmium wird er nicht geschwärzt, stellt also kein Fett vor (Spengel). Beim Zerfall quillt er aus den Zellen hervor und erfüllt das Sacklumen. Dabei schrumpfen, wie es scheint, die älteren Zellen zusammen und die jüngeren, noch vom Dotter erfüllten, die derart seitlich Raum gewinnen, ordnen sich unregelmässig an, so dass das Bild ein kompliziertes, im einzelnen nicht oder schwer verständliches, wird. Die ganz reife Gonade zeigt zwischen den Eiern ein körniges Gerinnsel mit wenigen dunkel färbbaren Schollen und kleine platte Kerne in dünnen unregelmässig orientierten Membranen.

Eizellen. Die Eizellen (Fig. 546) gehen aus den lokalen Keim-



Fig. 546. *Ptychodera clavata*, reifende Gonade (A) und Mutterei (B). *urei* Ureier, $urei_1$ desgl., in Verschmelzung mit Wachstumszellen ($wa.z_1$) begriffen, *wa.z* freie Wachstumszellen, *ht* Haut, *do.z* Reste der Dotterzellen, *do.k* Dotterballen, *v* Vakuole, *nu* Nucleolus des Ur- und Muttereies, *Do* Dotter.

herden der Urgenitalzellen hervor, indem einzelne der letzteren, unter Wahrung der epithelialen Lage, mächtig heranwachsen. Sie berühren einander nicht immer direkt, vielmehr liegen zwischen ihnen Gruppen von Auxocyten (siehe unten). Ihre Form wird aus einer kubischen zur dick cylindrischen mit geschwelltem distalem Abschnitt, der den Kern umschliesst. Das Sarc färbt sich zunächst intensiv mit Toluoidin, Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin. Allmählich tritt eine Auflockerung ein und es sind dann geschwärzte Körner, Klumpen und Stränge nachweisbar, zwischen denen helle Zwischensubstanz liegt. Longitudinal verlaufende Fäden sind nur an günstigen Stellen zu erkennen. Der grosse helle Kern hat ellipsoide Form und enthält ausser einem grossen Nucleolus, der an älteren Stadien seitlich liegt, in der hyalinen Lymphe ein nur spärliches, aber scharf hervortretendes, Mitom.

Wachstumszellen (Auxocyten). Ehe die weitere Entwicklung der Eizellen verfolgt wird, seien die Auxocyten betrachtet. Diese gehen gleichfalls aus den Urgenitalzellen hervor, verlieren aber rasch die epitheliale Lage und liegen in Menge in Umgebung der

Eizellen, zwischen den Dotterzellen. Sie sind kuglig geformt, vermehren sich reichlich durch direkte (?) Teilung, sind auch dunkel gefärbt und lassen vom kleinen Kern bald nur den Nucleolus unterscheiden, der innerhalb einer dichten Granulation, die sich vom Sarc wenig unterscheidet, liegt. Das Sarc ist reich an Körnern, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen.

Wachstum der Ureier. Wenn die Eizellen eine gewisse, nicht unbeträchtliche Grösse erreicht haben, erscheinen sie umgeben von einem dichten Kranz von Auxocyten und beginnen mit diesem zu verschmelzen. Zugleich tritt in Umgebung des Auxoytenkranzes und des basalen Eizellendes eine homogene Masse auf, die sich allein mit Toluoidin intensiv färbt und zu einer geschlossenen Kapsel (Dotterhaut) wird, in der die Eizelle sich nun abrundet und mit der sie später frei ins Gonadeninnere zu liegen kommt. Die Dotterhaut erscheint als Produkt der Auxocyten, entstehend unter dem Einflusse des Ureies. Sie ist zuerst unregelmässig begrenzt, springt zwischen die Auxocyten hie und da zipfelartig vor und variiert in der Dicke; später ist sie gleichmässig dick und glatt nach innen und aussen begrenzt. Innerhalb der Kapsel gelangt der Verschmelzungsprozess völlig zu Ende, indem nach und nach alle Konturen der Wachstumszellen, die sich lokal mit der Eizelle verbinden, verwischt werden. Doch bleiben lange peripher gelegene, helle Räume zurück, die sich von den Lücken zwischen den Zellen ableiten, zuletzt aber ganz verschwinden, so dass nun die Eizellen von dichter Beschaffenheit und ellipsoider Form sind. Am Sarc sind keine Besonderheiten während der Verschmelzung zu erkennen, ausser dass nach und nach eine sehr gleichmässige Verteilung der färbbaren Körnelung eintritt; weder Centrochondren noch fädige Strukturen lassen sich mit Sicherheit feststellen, sind zweifellos aber nur verdeckt (siehe über sehr ähnliche Verschmelzungsvorgänge bei *Synapta*). Sehr verändert hat sich der Kern. Er liegt während der Verschmelzung, die allseitig stattfindet, einseitig in der Eizelle und ist fast ganz frei von Mitom, dagegen von einer gleichmässigen Körnelung dicht erfüllt, die sich von der Sarckörnelung wenig unterscheidet, so dass der Kern überhaupt nur schwer, meist allein am grossen Nucleolus, zu erkennen ist. Bei Osmiumpräparaten erscheint sein Inhalt fast homogen. Der Nucleolus ist entweder von kompakter Beschaffenheit oder zeigt eine oder mehrere helle Vakuolen; manchmal färben sich einzelne Stellen in ihm intensiver. Die Kerne der Wachstumszellen sind, wie erst, ziemlich klein und nur am Nucleolus deutlich zu erkennen; später kann man sie überhaupt nicht mehr unterscheiden.

Ob die von der Grenzlamelle abgelöste und von einer Dotterhaut umgebene Eizelle, die jetzt als Mutterei zu bezeichnen ist, noch wächst, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Die Dotterhaut zeigt später bei Osmiumkonservierung ein Aussehen, als ob sie von feinen radialen Fäden durchsetzt würde; gegen das Sarc wie gegen den Dotter ist sie durch eine zarte Kontur scharf abgegrenzt. Ueber die weitere Entwicklung ist zur Zeit nichts genaueres bekannt. — Der Dotter verschwindet während der Eibildung nach und nach. Er wird von den Eizellen in flüssigem Zustande aufgenommen. Die Körner der letzteren unterscheiden sich auch färberisch von der Dotterkörnelung.

XXII. Chätognatha.

Sagitta hexaptera D'Orb.

Uebersicht.

Betrachtet wird der Querschnitt (Fig. 547) durch das vordere Rumpfsegment, unweit des Kopfes. Diese Region giebt besonders typische Bilder, weil hier das Epiderm höher ist als weiter rückwärts

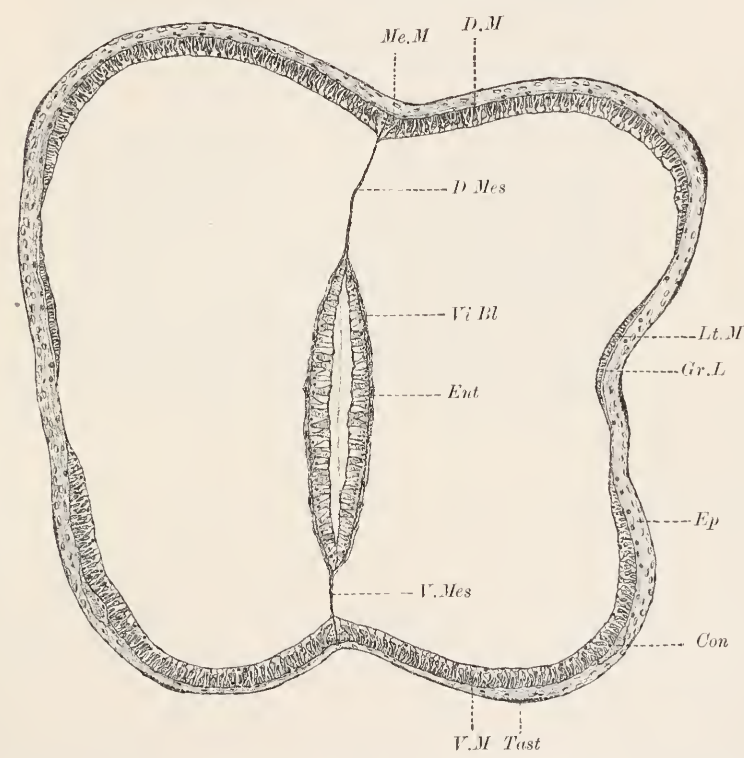


Fig. 547. *Sagitta hexaptera*, Querschnitt hinter dem Kopf. *Ep* Epiderm, *Con* sog. Schlundconnectiv, *Tast* Tastorgan (die Borsten nicht erhalten), *D.*, *Lt.*, *V.M* dorsales, laterales, ventrales Längsmuskelfeld, *Me.M* medialer Längsmuskel, *Ent* Enteron, *Vi.Bl* viscerales Blatt, *D.*, *V.Mes* dorsales und ventrales Mesenterium.

und derart ein wichtiger Charakter von *Sagitta*, die Mehrschichtigkeit des Epiderms, deutlich hervortritt. Der Querschnitt hat ungefähr die Form eines Quadrats mit abgerundeten Ecken. Die vier schwach gewölbten Flächen entsprechen dem Rücken, Bauch und beiden Seiten. Während im Innern kaum Anhaltspunkte zur Unterscheidung von dorsal und ventral gegeben sind, lassen sich beide Regionen am Epiderm leicht unterscheiden, da an der ventralen Fläche jederseits ein Nervenstamm in subepithelialer Lage vorhanden ist (sog. Schlundkonnektive). Die Konnektive stammen vom dorsal in der vorderen Kopfregion gelegenen Gehirn und verlaufen, zunächst

am Kopf-, dann am vorderen Rumpfsegment, schräg ventralwärts, bis sie sich mit dem grossen, in der ventralen Mediallinie gelegenen, Bauchganglion, das hinter der gewählten Schnittregion liegt, vereinigen. Das Epiderm ist von beträchtlicher Dicke, stellenweis mehrfach dicker als das unterliegende parietale Blatt. Von den Konnektiven ist es geweblich scharf, dagegen nicht durch eine Grenzlamelle, gesondert; die Konnektive, welche von flachem Querschnitt sind, liegen also subepithelial. An einzelnen Stellen sitzen dem Epiderm flache Gruppen dunkel sich färbender Zellen auf, von denen lange starre Tastborsten, in Querreihen angeordnet, zu etwa zwanzig von jeder Zellgruppe, entspringen. Es handelt sich um Tastorgane, deren Anordnung bei *Sagitta hexaptera* eine unregelmässige ist.

Im Centrum des Schnitts liegt das seitlich stark abgeplattete Enteron des Mitteldarms. Es ist der ventralen Fläche in dieser Region etwas mehr genähert, als der dorsalen, und mit beiden durch ein dünnes Mesenterium verbunden. Das Mesoderm setzt sich allein aus dem parietalen und visceralen Blatte zusammen, die in den Mesenterien ineinander übergehen. Das parietale Blatt bildet unter dem Epiderm eine dünne Grenzlamelle, die in der mittleren Seitenregion etwas verdickt ist. Die verdickte Partie geht weiter rückwärts in das Skelet der paarigen Flosse über. Unter der Grenzlamelle liegt die Hautmuskulatur, welche vom Cölothel stammt und durchwegs quergestreift ist. Beide Charaktere sind für *Sagitta* bezeichnend; ferner auch der völlige Mangel von Bindezellen (siehe weiter unten). Nur longitudinale Muskelfasern sind vorhanden; sie bilden zwei breite dorsale und ventrale, ferner zwei schmale laterale Felder. Die Fasern sind fast überall nur einschichtig angeordnet und gleichen auf die Kante gestellten, dicken Bändern; über mehrschichtige Anordnung siehe unten. Sarc und Kerne liegen gegen die Leibeshöhle hin und bilden scheinbar ein besonderes peritoneales Endothel. Das viscerale Blatt ist ausserordentlich zart und besteht, wie das parietale, aus einer Grenzlamelle und aus einem Muskelendothel; die schwer nachweisbaren Fasern sind hier von glatter Beschaffenheit. Auch an den Mesenterien finden sich glatte Muskelfasern. Sie sind am Darm cirkulär, an den Mesenterien radial, angeordnet. Die Grenzlamelle der Mesenterien geht in die dermale Lamelle über.

Blutgefässe fehlen vollständig (siehe darüber beim visceralen Blatt weiteres). An geschlechtsreifen Tieren ist das vordere Rumpfcölom vom Ovarium, das hintere vom Hoden, erfüllt. Auf die Geschlechtsorgane und Ausmündungen derselben wird hier nicht eingegangen.

Epiderm. Das Epiderm ist am dicksten an gewissen Stellen des Kopfes, nach denen Fig. 548 angefertigt ist. Dem Habitus nach stimmt es hier mit dem Vertebratenepiderm überein. Es lässt sich eine Basalschicht unterscheiden, deren meist stark abgeplattete Elemente mit aufgefranzter Fläche der Grenzlamelle aufsitzen. Die darüber gelegenen Elemente sind zunächst voluminöse, im wesentlichen isodiametrische, dann mehr und mehr abgeplattete, Zellen, deren Struktur keinerlei Abweichung von den tieferen Elementen zeigt. Alle Zellen sind durch Intercellularlücken getrennt und durch Brücken verbunden. Ueber die genauere Beschaffenheit der Brücken ist ebensowenig sicherer Aufschluss zu erhalten als über die der Zellen selbst. Bei allen Konservierungsmethoden erscheinen letztere durchwegs gleich-

artig und homogen; weder von Gerüst, noch von Körnern, ist etwas zu unterscheiden. Die Kerne sind in allen Schichten erhalten und gleich beschaffen, nur gegen aussen hin flacher als in den tieferen

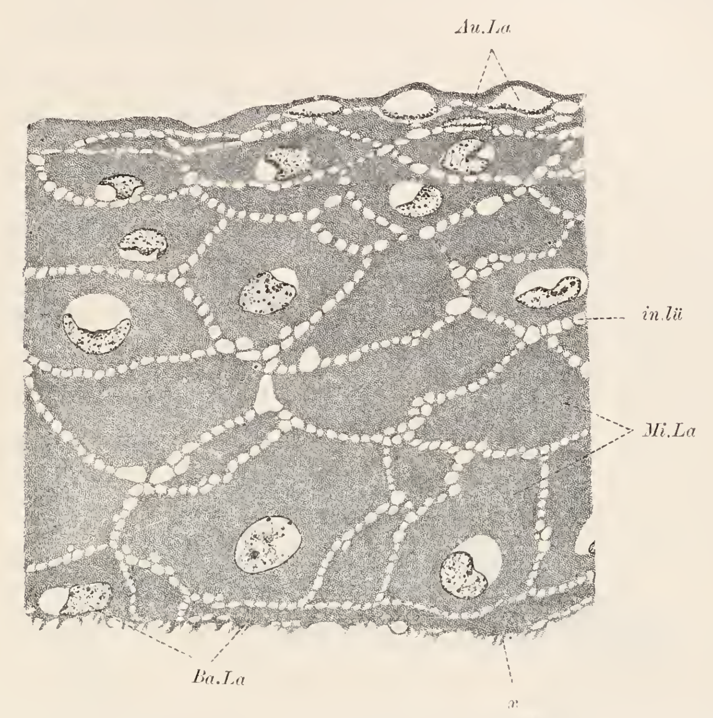


Fig. 548. *Sagitta hexaptera*, Epiderm vom Kopf. *Au.*, *Mi.*, *Ba.La* Aussen-, Mittel-, Basallage, *x* basale aufgefranzte Contur der Basalzellen, *in.lü* Intercellularlücken. Die Kerne zum Teil stark geschrumpft.

Schichten. Sie sind arm an Nucleom und schrumpfen leicht; an gut erhaltenen Kernen tritt einseitig eine schmale Furche (Fig. 549) scharf hervor, an deren Boden ein dunkler, oft doppelter Fleck, besonders deutlich bei Eisenhämatoxylinschwärzung, wahrnehmbar ist. Es bleibt fraglich, ob der Fleck in der Furche oder im Kern liegt; er repräsentiert vielleicht einen Centro-, bez. Diplochonder.

Die Tastorgane sind eigenartige Grübchen, welche in die Aussenlage so wenig eingesenkt sind, dass die sie bildenden Zellen sogar über das Niveau des Epiderms leicht vorspringen. Sie bestehen aus einer einfachen Schicht schlanker Zellen, welche den flachen Boden der Grube bilden und seitwärts unter Verminderung des Volumens sich zu einer gleichfalls flachen, dem Boden angedrückten, Ringfalte umbiegen. Die Falte lässt einen mittleren Spalt offen, aus welchem die dicken, quer zum Tier in einer einfachen Reihe angeordneten, langen Tastborsten hervorragen. Jede Tastborste dürfte von einer Anzahl Bodenzellen, die demnach Tastzellen zu nennen sind, gebildet werden. Die Falte geht seitwärts in die äusserste Schicht des Epiderms über. In der Grube findet man ein dichtes Gerinnsel, dessen Ursprung unbekannt ist.

Die schlanken Tastzellen, die sich von den Flächenzellen des

Epiderms wesentlich unterscheiden, enthalten einen schmalen Kern, der sich intensiv färbt. Strukturen des Sarcs treten nicht hervor. An günstigen Präparaten lässt sich nachweisen, dass vom subepithelialen Nervenplexus (siehe unten) feine Nervenfasern in den Intercellularlücken zum Boden der Sinnesgrube aufsteigen. Ob diese hier frei enden oder mit den Tastzellen direkt zusammenhängen, konnte nicht ermittelt werden.



Fig. 549. *Sagitta hexaptera*. Epidermkerne.

Einen Ueberblick über das Nervensystem erhält man am besten an Flächenpräparaten (O. Hertwig). Man sieht dann einen reich entwickelten subepithelialen Plexus, der mit Nerven zusammenhängt, die vom Bauchganglion nach verschiedenen Richtungen ausstrahlen. Vereinzelt liegen im Plexus Nervenzellen; die meisten sind im Gehirn (Fig. 550) und Bauchganglion lokalisiert. Der Bau des ersteren

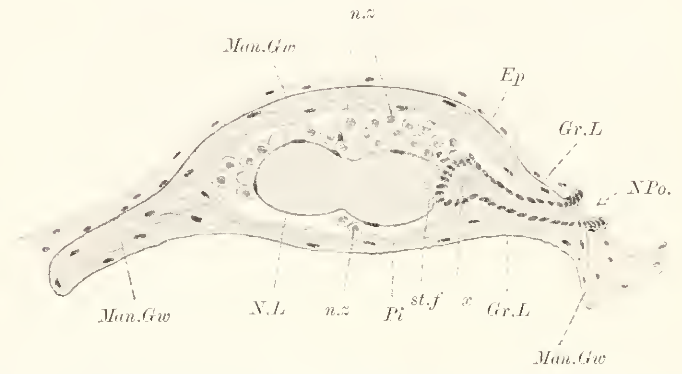


Fig. 550. *Sagitta hexaptera*, Gehirn längs, aus mehreren Schnitten kombiniert. *Ep* Epiderm, *N.Po* Neuroporus, *x* Füllmasse am blinden Ende des Neuralkanals, *st.f* Stützfasern quer, *n.z* Nervenzellen, *Pi* Neuropil, *N.L* Neurallamelle, *Gr.L* Grenzlamelle, *Man.Gw* Mantelgewebe.

ist so interessant, dass hier kurz darauf eingegangen werden soll. Das Gehirn bildet einen flachen Körper, der dorsal im Kopf liegt und sich vom Epiderm durch eine Grenzlamelle, die nur an einer Stelle unterbrochen ist, scharf sondert. Es befindet sich also in profunder Lage. Man kann an ihm eine kompliziert gestaltete ventrale Fasermasse von einem vorwiegend dorsal entwickelten Nervenzellbelag, ferner den Neuroporuskanal und ein alles umgebendes Mantelgewebe, unterscheiden. Die Fasermasse enthält keine Kerne, sondern, wie es scheint, nur Nerven- und Stützfasern. Die ersteren stammen vom Nervenzellbelag, dessen, wie es scheint, unipolare Elemente besonders seitlich reich angehäuft sind und ventral nur ganz vereinzelt vorkommen. Die Nervenzellen sind fast durchwegs von geringer Grösse und zeigen im hellen Sarc mittelständig einen runden Kern. Die Stützfasern stammen von Zellen des Neuroporuskanals. Dieser, welcher bis jetzt unbekannt blieb, beginnt hinter dem Gehirn mit einer Oeffnung (Neuroporus), welcher die Grenzlamelle und das Epiderm durchbricht und von Zellen gebildet wird, die den Tastzellen sehr ähnlich sind, Wimpern tragen und zum Geruchs-

organ, auf das hier nicht eingegangen werden kann, gehören. Auch der eigentliche Kanal wird von schmalen Zellen gebildet, die sich scharf von den übrigen Elementen des Hirns unterscheiden. Im Innern des Porus und des Kanals findet sich dasselbe homogene Gerinnsel, wie in den Gruben der Tastorgane. Das innere Ende des Kanals legt sich der Nervenfasermasse innig an und erweitert sich zu einer zweischenkligen Blase mit gleichem Inhalt wie der Kanal. Die Blasenzellen sind, mindestens soweit sie an die Fasermasse stossen, Bildner der Stützfasern. Diese sind, wie es scheint, immer zu Bündeln vereinigt, welche die Fasermasse in bestimmten Richtungen durchsetzen. Es kann auf den Verlauf der Bündel nicht eingegangen werden; erwähnt sei nur, dass im Centrum der Fasermasse eine auffallend regelmässige Kreuzung an Querschnitten nachweisbar ist; dass ferner Züge in die Nerven ausstrahlen. In der vorderen Region des Gehirns kommen im dorsalen Nervenzellbelag noch ein paar kurze, enge Kanäle vor, die von gleichbeschaffenen Zellen wie der Neuroporuskanal, umgeben sind und im Innern zum Teil ein offenes Lumen zeigen. Auch von diesen Kanälen gehen Stützfaserbündel aus. Die Anordnung der Kanäle bedarf noch eines genaueren Studiums. Sie erscheinen alle, insgesamt mit dem Neuroporuskanal, gewissermaassen als Rest einer Einstülpungshöhle, welche bei Anlage des Gehirns eine bedeutsame Rolle spielen dürfte. Jedenfalls geht aus ihrer Anwesenheit hervor, dass das Gehirn als Kanalmark von eigenartigem Baue, nicht aber als Strangmark, aufzufassen ist. Die Kenntnis seiner Entwicklung erscheint von grosser Wichtigkeit.

Zu den ektodermalen Nerven- und Stützzellen, wie wir die Kanalzellen bezeichnen dürfen, gesellt sich noch eine dritte Zellart (Mantelgewebe), die, falls sie ektodermaler Natur ist, was wohl nicht bezweifelt werden kann, eine Spezialität des Chätognathennervensystems bildet. Diese Zellen liegen der Grenzlamelle des Gehirns eng an und sind flächenhaft, vielleicht auch faserig, entwickelt. Sie bilden einen dicken Mantel um die erwähnten centralen Teile, der sich an den abgehenden Nerven der nervösen Substanz innig anlegt, am Gehirn selbst aber meist vom Nervenzellbelag deutlich durch Lücken gesondert erscheint. Jedoch findet sich in unmittelbarer Umgebung der Fasermasse eine dünne kernhaltige Lamelle, die wohl vom Mantelgewebe gebildet wird; auch kommen zwischen den Nervenzellen vereinzelt dunkelkernige Elemente vor, die vielleicht auch als Mantelzellen zu bezeichnen sind.

Vom Gehirn gehen Nerven zu den tief gelegenen Buccalganglien am Vorderende des Kopfes, zu den Augen, zum Geruchsorgan, zur Kopfhaut und zum Bauchganglion (Schlundkonnektive). Die Konnektive sind eine Strecke weit durch eine Grenzlamelle, welche mit der des Hirns zusammenhängt, vom Epiderm getrennt, treten aber bald mit ihm in direkte Berührung, da die Lamelle mit scharfem Saume noch am Kopfe endet. Immer sind die Nervenfasern vom Mantelgewebe umgeben, was auch für die Nerven des Rumpfes und für das Bauchganglion gilt. Letzteres liegt, wie die Nerven, subepithelial und besteht aus einer platten Fasermasse, einem vor allem seitlich entwickelten Nervenzellbelag und aus einem dünnen Lager von Mantelgewebe. Sowohl vom Epiderm, wie von der Grenzlamelle, ist das Ganglion durch einen schmalen Spalt getrennt, der nur von lockeren Zügen des Mantelgewebes durchsetzt wird. Diese Spalträume, welche

sich auch, wie erwähnt, am Gehirn finden, erinnern an die Lückenräume in den Nervenstreifen der Medusen (siehe dort); ihre Bedeutung bleibt fraglich.

Enteroderm. Das Epithel des Enterons besteht aus Nährzellen und Eiweisszellen. Die letzteren sind dicke cylindrische, von Körnern erfüllte. Elemente, zwischen denen die Nährzellen meist nur als schmale Streifen, die sich distal verbreitern, erscheinen. Bei beiden Zellarten liegt der Kern gewöhnlich basal. Die Nährzellen sind mit Wimpern ausgestattet.

Parietales Blatt. Am parietalen Blatt interessiert vor allem die Muskulatur (Fig. 551). Es lässt sich an Schnitten und besonders

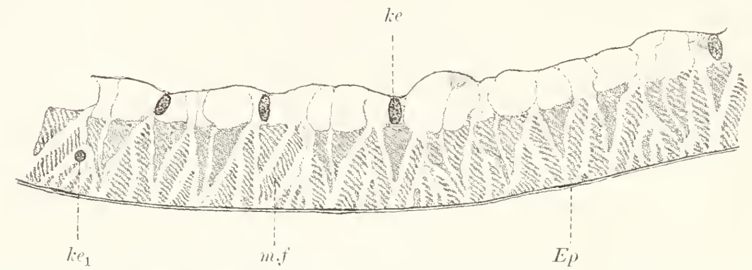


Fig. 551. *Sagitta hexaptera*, Hautschnitt. *Ep* Epiderm und Grenzlamelle, *m.f* Muskelfaser, *ke* Kern einer solchen. ke_1 Kern einer tiefliegenden Muskelfaser.

an Isolations- und Flächenpräparaten mit Sicherheit feststellen, dass das peritoneale Endothel Bildner der Muskelfasern ist. Doch scheinen einzelne Muskelzellen die endotheliale Lage aufgegeben zu haben. Abgesehen vom Kopfe, dessen Cölothel kompakte Muskelmassen liefert, liegen auch am Rumpfe einzelne Kerne in der Tiefe des parietalen Blattes, aber immer in so charakteristischer Beziehung zu Muskelfasern, dass sie als Muskelkerne zu deuten sind (siehe unten). Während im allgemeinen die Fasern dicke, auf der Kante stehende, Bänder vorstellen, erscheinen sie an manchen der tief gelegenen Zellen in lockere Bündel von Fibrillengruppen aufgelöst; solche abweichend gestalteten Fasern finden sich vor allem dorsal und ventral beiderseits dicht am Ursprung der Mesenteriallamelle. Man kann diese Fasern als besondere Medialmuskeln unterscheiden.

Mit Ausnahme dieser Medialfasern sind alle übrigen regelmässig gebaut. Sie bestehen aus schmalen schräg gestellten Fibrillenplatten, die dicht übereinander geschichtet und vielleicht mit denen benachbarter Fasern durch zarte Brücken verbunden sind. Ein Myolemm lässt sich nicht sicher nachweisen. Die Platten sind sämtlich in einer Körperhälfte gleich orientiert. Wenn man die Fasern der ventralen Fläche betrachtet, steigen die Platten von der Mediallinie gegen die Seiten hin an; sie sind etwa unter 45° zur Aussenkontur geneigt und diese Neigung ist im ganzen Umkreis des Tieres nachweisbar. Die Platten der unmittelbar rechts und links von den Mesenterien gelegenen Fasern sind derart zu einander in einem rechten Winkel gestellt, der sich gegen den Darm hin öffnet. Auch die Anordnung der Fasern selbst zeigt charakteristische Eigenheiten. Es ordnet sich immer eine Fasergruppe fiederartig derart an, dass die drei mittleren Fasern die volle Höhe der Faserschicht erreichen, dagegen die seitlichen Fasern nicht so weit emporragen. Die letzteren

Fasern sind an den Enden getroffen, die ersteren im mittleren Bereiche. Dabei erscheint der Verlauf jeder Faser als ein leicht gekrümmter, da die mittelste Faser, welche gewöhnlich den Kern anliegend zeigt, die Grenzlamelle nicht ganz erreicht. Von einer echt fiedrigen Anordnung der Fasern, etwa wie bei den niederen Oligochäten, kann jedoch nicht gesprochen werden (gegen O. Hertwig), da mindestens die Enden aller Fasern die dermale Lamelle erreichen.

Zwischen diesen Gruppen kommen vereinzelt tiefliegende Fasern vor, die die fiederartige Anordnung unterbrechen. Der Kern solcher Fasern liegt etwa in halber Endothelhöhe. Es finden sich selten auch Kerne dicht an der Grenzlamelle und bei diesen fragt es sich, ob sie nicht vielleicht zu spezifischen Bindezellen gehören. Die Kerne der gewöhnlichen Fasern liegen der Leibeshöhle zugewendet. Hier trägt jede Faser einen dicken Sarcbelag, welcher den Kern umschliesst. Der Kern nimmt die ganze Breite des Sarcs ein, das an dieser Stelle verengt erscheint. Jede Faser hat nur einen Kern. Die Querstreifung ist an Längsschnitten oder Flächenpräparaten gut zu studieren und weicht in keiner Weise von der der Chordaten ab (siehe bei Amphibien Näheres).

Die dermale Grenzlamelle ist dünn und strukturlos. An Eisenhämatoxylinpräparaten tritt sie als schwarze Linie scharf hervor. Ihre Ableitung vom parietalen Blatte ist wahrscheinlich, aber nicht sicher erwiesen.

Viscerales Blatt und Mesenterien. Beiderlei Gebilde sind gleich beschaffen. Sie zeigen eine zarte, sich mit Eisenhämatoxylin leicht schwärzende Grenzlamelle und auf dieser ein gleichfalls zartes Endothel, das regelmässig einschichtig geordnete glatte Muskelfibrillen bildet. Ueber deren Verlauf siehe in Uebersicht. Dass es sich wirklich um Muskelfibrillen, oder sehr zarte Muskelfasern, nicht aber um Bindefibrillen der Lamelle handelt, geht daraus hervor, dass sich die Fibrillen von der Lamelle abheben lassen, was auch an Längsschnitten gelegentlich deutlich hervortritt.

An der Ansatzstelle des dorsalen Mesenteriums am Darm ist regelmässig eine schmale Lücke in der Lamelle anzutreffen, die wegen ihrer scharfen Begrenzung vielleicht als Blutgefäss anzusprechen ist. Ein Endothel würde fehlen.

Chordata (Euchordata).

XXIII. Homomeria (Leptocardia, Acrania).

Amphioxus lanceolatus Yarell.

Uebersicht.

Betrachtet wird der Querschnitt (Fig. 552) durch die Kiemenregion. Er hat die Form einer aufrecht stehenden schmalen Ellipse, deren längerer Durchmesser den kürzeren um das Doppelte übertrifft. In der unteren Hälfte erscheint die Ellipse ein wenig geschwellt; dorsal findet sich eine mediale, niedrige und abgerundete Erhebung

(dorsaler Flossensaum), ventral rechts und links je eine Körperfalte (laterale Flossenfalten), von denen die rechte grösser ist als die linke. Die seitlichen Flächen sind leicht gerunzelt, was sich durch Schrumpfung erklärt. Dagegen entsprechen die dicht gestellten Kerben an der ventralen Fläche zwischen den Flossenfalten in vivo vorhandenen feinen Längsfalten. Bemerkt sei, dass an völlig geschlechtsreifen Weibchen sowohl die Flossen-, wie die zuletzt erwähnten Längsfalten ganz schwinden; auch die Pterygocöls sind dann nicht nachweisbar.

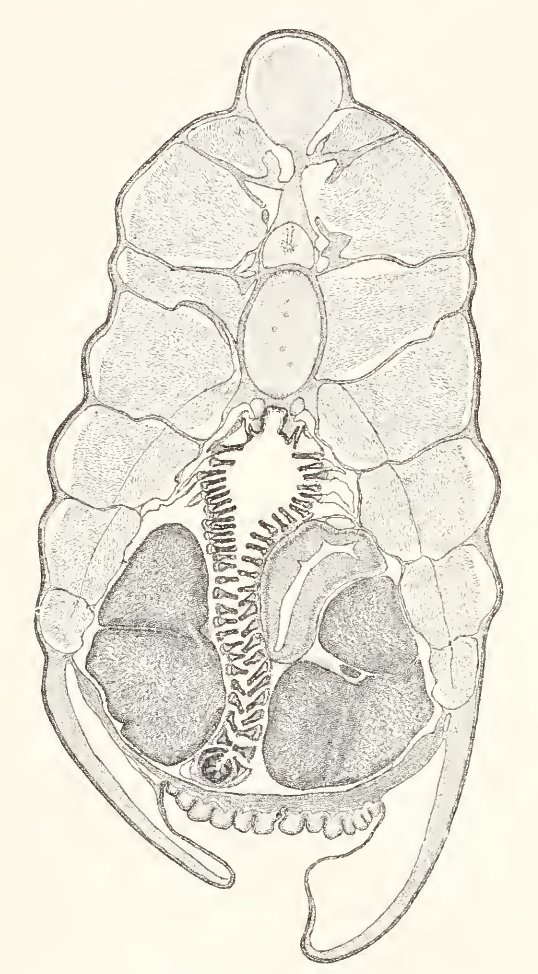


Fig. 552. *Amphioxus lanceolatus*, Kiemenregion quer. Betreffs der Bezeichnungen vergleiche Fig. 553. Zwischen dem Kiemendarm, der durch viele schräggestellte Kiemenspalten in Haupt- und Zungenbogen zerlegt wird, und der Gonade liegt rechts das Leberrohr. Im axialen Bindegewebe (Längsseptum) liegt dicht über den Aortenwurzeln die Chorda; dann folgen das Rückenmark, Dachraum, Interspatium und der Flossenstrahl. An den dorsal gelegenen Myosepten fallen axial die Flügel auf. Ventral wird jeder Seitenstammmuskel durch ein Muskellängsseptum abgeteilt. Vergleiche auch den Text der Uebersicht.

Am Querschnitt sind, entsprechend der eigenartigen Ausbildung des Mesoderms, zwei Körperregionen zu unterscheiden. Als Episoma wird die dorsale Körperhälfte mitsamt dem ventralen Bereich der Haut und des Körperstammes bezeichnet. Es besteht aus Epiderm, Cutis, Chorda, Rückenmark, axialem Bindegewebe und Seitenstammmuskeln, sowie aus den Gonaden. Das Hyposoma bildet das Innere der ventralen Körperhälfte und besteht aus Enteron und Leberrohr, aus dem ektodermalen Atrialsack, dem visceralen und parietalen Mesodermblatt und aus den Nierenkanälen. Eine besondere Stellung nehmen die Gewebe der paarigen Flossen mit dem queren Flossenmuskel ein. Sie gehören zu selbständigen Cölarräumen (Pterygocöls), die sich von der Kopfregion ableiten (Mac Bride). Die Blutgefässe sind dem Epi- und Hyposoma gemeinsam.

Aussen liegt das einschichtige Epiderm, das überall die gleiche

Beschaffenheit aufweist. Vom Nervensystem sind zu unterscheiden das Rückenmark und Nerven in verschiedenen Regionen. Das Rückenmark liegt im dorsalen Längsseptum, das vom axialen Bindegewebe gebildet wird, dicht über der Chorda. Es ist von abgerundet dreieckiger Form und zeigt einen kleinen inneren Hohlraum (Centralkanal), sowie die dorsale Naht, die den Kanal mit der Rückenkante verbindet und sich vom Verschluss der Medullarplatte ableitet. Vom Rückenmark entspringen in segmentaler (myomerer) Reihenfolge am dorsalen und ventralen Rande Seitennerven (Spinalnerven), von denen die dorsalen gemischter, aber vorwiegend sensorischer, Natur sind und in den Myosepten zur Peripherie verlaufen, während die ventralen, rein motorischen, sich direkt nach ihrem unscheinbaren Austritt aus dem Marke zu der Muskulatur der betreffenden Segmente hinbegeben. Gemäss der Asymmetrie der Segmente (siehe unten) sind die Nervenwurzeln beider Seiten alternierend gestellt; da zugleich die dorsale und ventrale Wurzel jedes Segments um halbe Segmentlänge von einander entfernt liegen. entsprechend der starken Biegung jedes Muskelsegmentes in der Markhöhe, so kommt die dorsale Wurzel der einen Seite mit der ventralen der anderen gewöhnlich in den gleichen Querschnitt zu liegen. — Anschnitte peripherer sensibler Nerven trifft man immer in der homogenen Lage der Cutis in reichlicher Zahl.

Der Atrialsack (Epithel des Atriums) hat eine komplizierte Gestalt. Er wächst embryonal von der ventralen Seite her zwischen Episoma und Hyposoma ein, wodurch die Leibeshöhle, deren parietales Blatt er vor sich hertreibt, eingeengt wird. Die Gonaden liegen zum grossen Teil, bis auf einen schmalen Ansatzstreifen am Episoma, das Leberrohr vollständig, der Darm bis fast zur Epibranchialfurche, in ihn eingesenkt und füllen ihn fast völlig aus. Derart erscheint er äusserst reich an Umfang, aber von geringem räumlichem Inhalt. Er steht mit dem Darme durch die Kiemenspalten in Zusammenhang und mündet selbst, hinter der Kiemenregion, durch einen weiten Porus (Atrioporus) nach aussen.

Gebildet wird der Atriumsack von einem wechselnd beschaffenen einschichtigen Epithel. Seine Höhenausdehnung beiderseits am Darme ist eine verschiedene, je nachdem er in Berührung mit einem Haupt- oder Zungenbogen (siehe weiter unten) steht. Im Bereiche letzterer dringt er bis zum oberen Ende der Zunge empor; im Bereiche ersterer dagegen bildet die obere Lebergrenze den Abschluss, da bis hierhin die subchordale Leibeshöhle am Bogen herabsteigt. So ergiebt sich dorsal jederseits neben dem Darme eine Reihe von tiefen Nischen, welche der ganzen Breite einer primären Kiemenspalte entsprechen. Oder, um es anders auszudrücken, die dünne, vom Atrialepithel und vom visceralen Blatte gebildete Wand, welche subchordales Cölom und Atrium scheidet, steigt bei Seitenansicht des Tieres gleich den Zähnen einer Säge auf und nieder (Ligamentum denticulatum, J. Müller).

Auf die dem 27. Segment zukommenden sog. Atrio-Cölomtrichter (Ray Lankester), deren Bedeutung fraglich bleibt, kann hier nicht eingegangen werden.

Die im Centrum des Schnittes, etwas über der Mitte, im dorsalen Längsseptum des axialen Bindegewebes, gelegene entodermale Chorda (Achsenstab) hat elliptische Querschnittsform mit aufrecht stehendem grösserem Durchmesser. Sie besteht in der Hauptsache aus quergestellten

Platten (Chordaplatten) von dichtem querfaserigem Gefüge. Eine sehr zarte Hülle (Chordascheide) ist schwer zu unterscheiden.

Die Seitenstammmuskeln haben longitudinalen Verlauf und bestehen aus einer Summe von kurzen Segmenten (Myomeren), die durch die bindigen Myosepten von einander getrennt sind. Das dorsale Längsseptum trennt die Muskeln beider Körperseiten. Die Segmente beider Seiten sind alternierend gestellt (charakteristische Asymmetrie des *Amphioxus*). Es wird dadurch auch die asymmetrische Anordnung der Myosepten, sowie der Nerven (siehe oben), bedingt. Jedes Muskelsegment hat von der Seite gesehen einen winklig gekrümmten Verlauf. Es besteht aus einer kleinen oberen Hälfte, die von oben hinten schräg nach unten vorn absteigt und vom Flossensaum bis in Rückenmarkshöhe reicht. Die untere viel grössere Hälfte verläuft gerade entgegengesetzt von vorn oben nach hinten unten bis zum ventralen Muskelrande. Sowohl die obere wie die untere Hälfte stehen etwa unter 45° zur Vertikalebene geneigt; da die Segmente ziemlich kurz sind, erklärt sich daraus, dass auf einem Querschnitte des Tieres 6 Segmente getroffen sein können. Und zwar ist das unterste Segment, das die Figur zeigt, das Vorderste; es sei mit 1 bezeichnet. Darüber folgt 2, 3, 4, 5 und 6; darüber wieder 5. Vom 6. ist auf dem betreffenden Schnitte die Umbiegungsstelle getroffen. Je nachdem diese bald weiter vorn, bald weiter hinten angeschnitten ist, erscheint das in Markhöhe gelegene Segment bald niedrig, bald besonders hoch, während die übrigen Segmentanschnitte gleichmässiger im Umfang sind.

Zum Verständnis des episomatischen Gefüges sind folgende entwicklungsgeschichtliche Befunde heranzuziehen. Jedes Muskelsegment entsteht als Teil beiderseitiger, alternierender Ausstülpungen des Urdarmes (Urdarmdivertikel oder Ursegmentplatten), in denen die gesamten mesodermalen Elemente des Schnittes, mit Ausnahme der aus der Kopfregion stammenden (Mesoderm der paarigen Flossen), angelegt sind. Die Ursegmentplatten gliedern sich zunächst in eine dorsale, episomatische Falte (Ursegmente) und in eine ventrale, hyposomatische Region (Seitenplatten) (über letztere siehe weiter unten). Das Ursegment besteht aus einem inneren Muskelblatte, welches das Muskelsegment liefert, und aus einem äusseren Cutisblatte, das sich an der Bildung der unsegmentierten Cutis beteiligt. Zwischen beiden liegt das Myocöl, das sich während des ganzen Lebens als schmaler Raum offen erhält und aussen von dem Endothel der Cutis, innen direkt von den Muskelzellen begrenzt wird. Die Muskelzellen sind am ausgewachsenen Tiere nicht mehr gesondert, vielmehr besteht das ganze Segment aus gleichmässig geordneten, längsverlaufenden, quergestreiften Fibrillenplatten, zwischen denen vereinzelt Kerne liegen. — Vom unteren, axialen Rande der Ursegmente wächst embryonal eine Falte an der inneren Segmentseite empor (Fig. 553, axiales Divertikel), die aus 2 dauernd gesonderten Blättern besteht und einen schmalen Hohlraum (Sklerocöl) umschliesst, der ventral mit dem Myocöl zusammenhängt. Das innere, axiale Blatt legt sich der Chorda an und liefert mit dem der Gegenseite gemeinsam das axiale Bindegewebe, von welchem die Myosepten auswachsen. Das äussere, zartere Blatt legt sich an die Innenseite des Muskels und wird zu dessen Fascie (fasciales Blatt).

Durch das Bindegewebe wird der Zusammenhalt des Episoma be-

wirkt. Das axiale und dermale Bindegewebe bilden, mitsamt den Myosepten, ein Fachwerk, das die Segmente des paarigen Seitenstamm-muskels umschliesst. Zum axialen Bindegewebe sind folgende Bil-

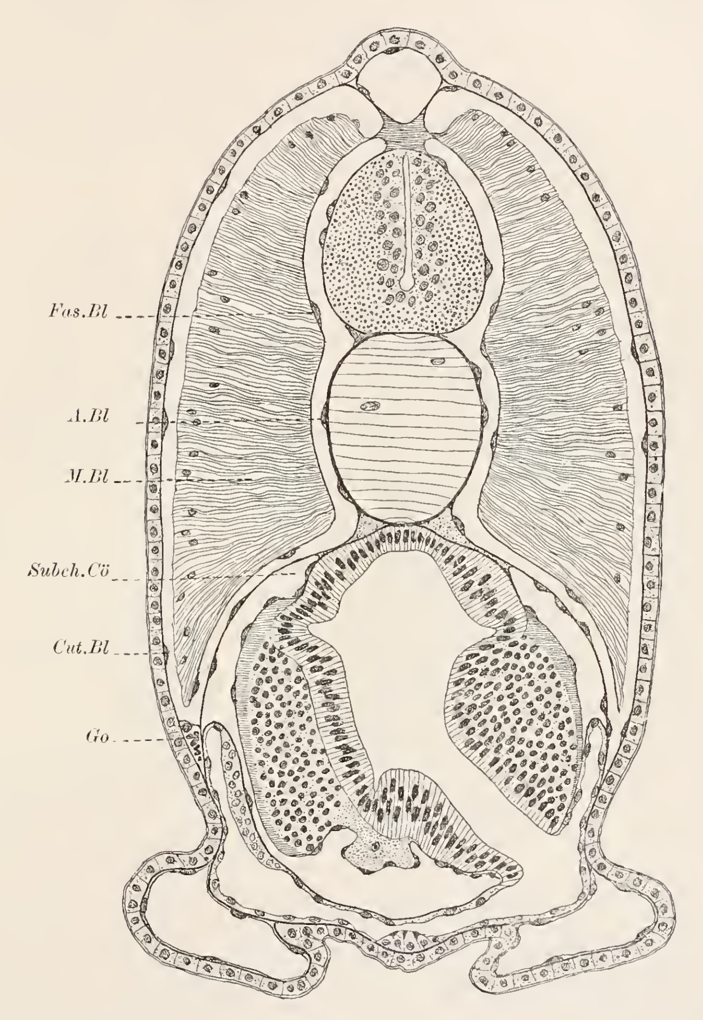


Fig. 553. *Amphioxus lanceolatus*, jung, mit angelegtem Atrium, das durch eine Kiemenspalte mit dem Enteron zusammenhängt, nach BOVERI. *A.*, *Fas.*, *M.*, *Cut.Bl* axiales, fasciales, Muskel-, Cutisblatt der Ursegmente, *Subch.Cö* subchordales Cölom, *Go* Gonadenanlage. Seitenflossenhöhlen angelegt.

dungen zu rechnen. Zunächst das dorsale Längsseptum, welches durch das ganze Tier hindurch läuft und das Episoma in zwei Hälften gliedert. Es enthält im unteren Bereiche die Chorda eingelagert und bildet in deren unmittelbarer Umgebung eine kräftige Lage, die sich als perichordale Lage vom übrigen Gewebe ziemlich scharf abhebt. Ueber der Chorda liegt im Septum das Rückenmark, um welches eine schwächere perimedullare Lage gebildet wird; darauf folgt der sog. Dachraum und zuletzt ein als Interspatium zu bezeichnender Abschnitt, der dorsal, über den Enden der ansetzenden Myosepten, in

den weichen Flossenstrahl ausläuft. Ferner gehören zum axialen Gewebe die Myosepten, die mit der Cutis sich verbinden. Unter der Chorda entspringen rechts und links schräg absteigende dünne longitudinale Lamellen (sog. untere Bögen, besser perihyposomale Lamellen zu nennen), welche die innere ventrale Fläche des Seitenstammmuskels begleiten und an dessen Ende mit der Cutis zusammenhängen. Eine sehr dünne Lamelle entspringt jederseits seitlich am Chordabereiche und verläuft innerhalb der Muskeln bis an deren ventrales Ende (Muskelläng sseptum). Ueber die eigenartigen Verhältnisse an den Flossenfalten und Gonaden siehe in den betreffenden Kapiteln.

Ein besonderes, zartes episomatisches Bindegewebsblatt (Muskelfascie) liegt an der Innenfläche des Muskels, von dem axialen Blatte durch einen schmalen Hohlraum (Sklerocöl) getrennt. Die Fascie wird von den Myosepten aus im dorsalen Körperbereiche durch derbe flügelartige Wucherungen verstärkt. Man findet auf dem Querschnitte Teile davon angeschnitten, deren genauere Lagebeziehungen am besten an Längsschnitten zu studieren sind (siehe bei spez. Besprechung).

Die Gonaden sind grosse, abgerundet würfelförmige, Organe, die den ventralen Enden der Seitenstammmuskeln medialwärts anliegen und in das Atrium bruchsackartig vorgestülpt sind. Sie liegen innerhalb eines Cölarraumes (Gonocöl) von dem allerdings fast nur die beiden begrenzenden Endothelien nachweisbar sind, während das Lumen beim Wachstum der Gonade, ausser an der lateralen Fläche, verwischt wird. Dieser Cölarraum leitet sich entwicklungsgeschichtlich vom Sklerocöl ab, mit dem er aber später keine Verbindung mehr aufweist.

Das Hyposoma zeigt komplizierten Bau, bedingt durch die mächtige Entwicklung einer ektodermalen Einstülpung (Fig. 554), des Atriumsackes, dessen Lumen als Atrium oder Peribranchialraum bezeichnet wird. Die Leibeshöhle ist dagegen nur schwach entwickelt. In der Mitte des Hyposoma liegt das seitlich stark abgeplattete Enteron des Kiemendarms, dessen rechte und linke Wände von den Kiemenspalten, die in das Atrium einmünden, durchbrochen werden. Die Kiemenspalten stehen nicht senkrecht, sondern sind von vorn oben gegen hinten unten derart stark geneigt, dass auf dem Tierquerschnitt fast reine Querschnitte der Kiemenbogen, der zwischen den Spalten erhaltenen Darmwandstreifen, vorliegen. Jeder Kiemenbogen bildet einen platten, abgestumpften Keil, der mit schmaler Innenfläche an das Darmlumen, mit breiten Seitenflächen an die Kiemenspalten, mit etwas die Innenfläche an Breite übertreffender Aussenfläche an das Atrium grenzt. Dorsal und ventral ist das Enteroderm nicht unterbrochen und rinnenartig ausgetieft; es bildet dorsal die Epibranchial-, ventral die Hypobranchialfurche.

Durch die Ausbildung der Kiemenspalten wird der Darm in segmentale Abschnitte (Branchiomeren) gegliedert, deren Anzahl weit beträchtlicher ist als die der Muskelsegmente. Branchiomerie und Myomerie entsprechen sich nur bei der embryonalen Anlage der ersten seitlichen Darmausstülpungen, die zu den Kiementaschen, den späteren Kiemenspalten, werden; bald verwischt sich die Uebereinstimmung. Indessen ist die Anordnung der Kiemenspalten eine gleich asymmetrische wie die der Muskelsegmente. Die Spalten sind embryonal zunächst breite Darmwandlücken (primäre Spalten), die aber später dadurch.

dass von der dorsalen bogigen Begrenzung (dorsale Arkaden) der Lücke eine Zunge herabwächst und schliesslich die ventrale Begrenzung (ventrale Arkaden) erreicht, in zwei schmale sekundäre

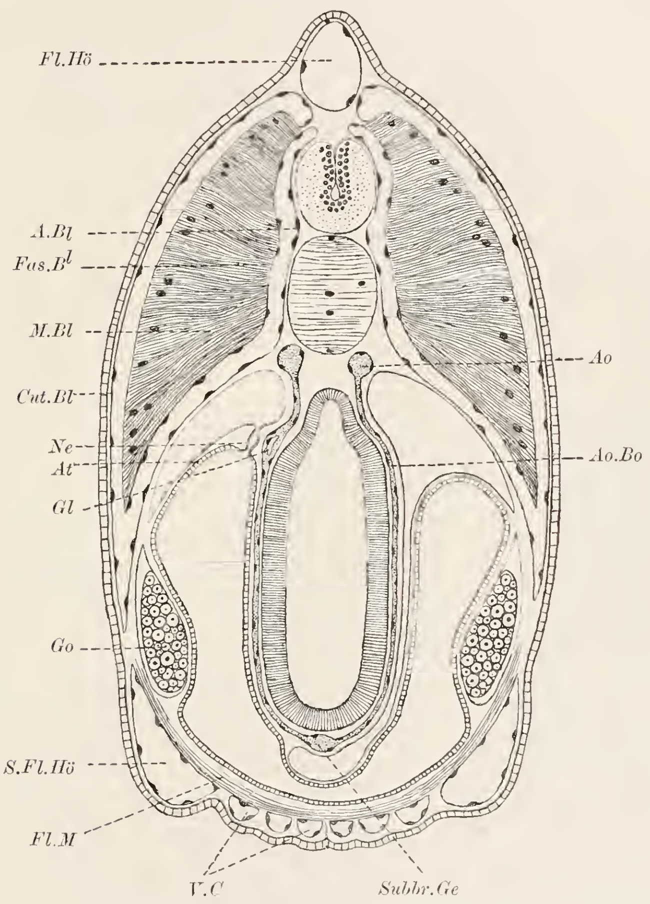


Fig. 554. *Amphioxus lanceolatus*, schematischer Querschnitt der Kiemenregion, rechts ein Haupt-, links ein Zungenbogen am Darm dargestellt, nach Boveri. *Fl.Hö* unpaare Flossenhöhle, *A.*, *Fas.*, *M.*, *Cut.Bl* axiales, fasciales, Muskel-, Cutisblatt der Ursegmente, *Ne* Nierenkanal, verbindet das subchordale Cölom mit dem Atrium (*At*), *Ao* Aortenwurzel, *Ao.Bo* Aortenbogen, begleitet vom Branchiocöl im Hauptbogen, *Subbr.Ge* Subbranchialgefäss, begleitet vom Endostylcölom, *Gl* Glomerulus an der Niere, *Go* Gonade, *Fl.M* querer Flossenmuskel, *S.Fl.Hö* Seitenflossenhöhle, *V.C* ventrale Cölomkanäle.

Spalten zerlegt werden. Die primären Kiemenbogen sind als Hauptbogen von den sekundären oder Zungenbogen zu unterscheiden.

Rechtsseitig neben dem Kiemendarme liegt das voluminöse Leberrohr, zwischen Darm und Gonaden eingeklemmt. Es wird von beiden hyposomatischen Mesodermblättern, die das sehr enge Lebercölom umschliessen, und ausserdem allseitig vom Epithel des Atriums umgeben, erscheint daher, ebenso wie die Gonaden, in das Atrium eingesenkt.

Die Leibeshöhle (Cölom) leitet sich ab vom Hohlraum der Seitenplatten (siehe oben), dem hyposomatischen Teile der Ursegment-

platten. Die bei der Anlage auch an den Seitenplatten ausgeprägte metamere Gliederung verwischt sich fast vollkommen, so dass am ausgebildeten Tiere jederseits vom Darm ein zusammenhängender Cölomraum vorhanden ist. Nur im 28. Segment erhalten sich Disseppimente (Burchardt); an jungen Tieren sind noch weitere Disseppimente, aber bereits stark rudimentär, nachweisbar. Infolge der Ausbildung des Atriums gliedert sich das Cölom in verschiedene Abschnitte. Es finden sich zwei enge schmale Hohlräume, rechts und links vom dorsalen Darmabschnitt, die neben der Epibranchialfurche beginnen und sich schräg nach unten, am Episom entlang, bis zur oberen Lebergrenze herabziehen (subchordales Cölom). Ferner liegt ein flacher Leibeshöhlenraum unter der Hypobranchialrinne. Da man die Hypobranchialrinne mitsamt dem auflagernden Atrialepithel und den von beiden Epithelien eingeschlossenen mesodermalen Gebilden als Endostyl bezeichnet, so heisst das zugehörige Cölom Endostylcölom. Dieses ist mit dem subchordalen Cölom durch schmale Kanäle verbunden, die in den Kiemenbogen verlaufen und insgesamt das Branchialcölom vorstellen. Nur die Hauptbogen enthalten einen Cölomkanal. Dieser tritt in der Höhe des oberen Leberrandes, noch bevor er in das subchordale Cölom einmündet, mit dem Lebercölom (siehe oben) durch Querkanäle in Verbindung. Das Lebercölom selbst steht auch nicht selten noch durch enge Kanäle, die vom vorderen Leberende ausgehen, mit dem Branchial- und auch mit dem subchordalen Cölom in Verbindung (viscerale und parietale Längskanäle (Burchardt)). Es stellt sich dar als ein äusserst schmaler Spalt im Umkreis der Leber, der rückwärts in das geräumige Cölom in Umgebung des Mitteldarmes einmündet.

Die äussere Cölomwand (parietales Blatt) liegt der perihyposomalen Lamelle des Episoms dicht an, und ist im allgemeinen zart, nur neben der Epibranchialfurche kräftiger entwickelt. Die Grenze gegen die innere Cölomwand (viscerales Blatt) ist nicht scharf markiert, da der Darm mittelst der Epibranchialfurche bis zum axialen Bindegewebe emporreicht und demnach kein Mesenterium entwickelt ist. Als Grenze ist die Lage der Nierenkanälchen zu betrachten, derart dass die Kanälchen noch zum parietalen Blatte zu rechnen sind. Das viscerale Blatt ist an der Leber gleich dem parietalen beschaffen, in den Kiemenbogen und im Endostyl aber verdickt und enthält hier die elastischen Kiemenstäbe, zur Stütze des Kiemendarmes, eingelagert. Die Stäbe sind durch Brücken (Synaptikeln) miteinander verbunden. Genaueres über das Kiemenskelet siehe im spez. Kapitel.

Die Nierenkanäle sind sehr unscheinbare Organe, die seitwärts am Darm neben den dorsalen Arkaden, und zwar entsprechend jedem Zungenbogen, im parietalen Blatte liegen. Sie verbinden das subchordale Cölom mit den erwähnten Atriumnischen, an deren höchstem Punkte. Ihre Anordnung ist eine branchiomere; auf jede Kiemenspalte entfällt ein Kanälchen. Dieses mündet mit einfacher Oeffnung (Nierenporus) in eine Atriumnische, mit mehreren (Nephrostomen) in das subchordale Cölom. Genaueres über die Nephrostomen siehe in der spez. Beschreibung.

Von den Blutgefässen fallen vor allem in die Augen die Aortenwurzeln rechts und links von der Epibranchialfurche, die an der Uebergangsstelle des axialen in das parietale Bindegewebe

gelegen sind. Sie vereinigen sich an der Grenze von Kiemen- und Mitteldarmregion zur unpaaren Aorta. Ferner sieht man an der oberen Seite der Leber das Pfortadergeflecht und an der medialen Seite der Gonaden die longitudinal verlaufenden Genital- oder Lateralvenen. Als Truncus aortae (zuführende Kiemenarterie) ist das im Endostylcölom gelegene Subbranchialgefäss aufzufassen, dessen Seitenzweige, die in die Kiemenbogen eintretenden Aortenbogen, an der Ursprungsstelle zu den kontraktilen Bulbilli geschwellt sind. Ein Herz fehlt vollständig. Näheres über die Gefässe, vor allem über die Zusammenhänge, siehe im spez. Kapitel.

Epiderm.

Das einschichtige Epiderm besteht aus einer einzigen Zellart, den Deckzellen (Fig. 555). Diese sind bei guter Erhaltung von gleichmässig cylindrischer Gestalt, schrumpfen aber leicht und zwar vor allem nahe der Endfläche und dicht über der Basis, so dass sich dann ein Zellhals und ein Zellsockel abheben. Die Zellen sind etwa dreimal so lang als dick; der Kern liegt im basalen Drittel, bald höher, bald niedriger. Er ist von runder oder kurzellipsoider Gestalt, gelegentlich an der distalen Fläche eingebuchtet, und enthält neben reichlich verstreuten Nucleinkörnern einen kleinen Nucleolus. Das Sarc ist distal gleichmässig längsfädig struiert (sog. gestrichelter Grenzsaum). Am Zellhals sammeln sich die absteigenden Fäden sämtlich oder zum Teil (?) zu einer Membran und verteilen sich erst am Sockel wieder über die ganze Zellbreite. Der Sockel ist von dichter Beschaffenheit und färbt sich manchmal stark mit Hämatoxylin; seine obere Schicht, in welche die Fäden einstrahlen, wird von Eisenhämatoxylin geschwärzt. Die Fäden sind im Endabschnitt der Zelle entweder in toto verdickt und schwärzen sich dann stark, oder es liegen ihnen einzelne grobe schwärzbare Körnchen an (Desmochondren ?).

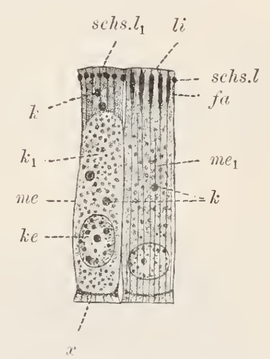


Fig. 555. *Amphioxus lanceolatus*, Deckzellen. *ke* Kern, *x* dunkler Grenzsaum des Sockels, *k* Körner fraglicher Bedeutung, k_1 schleimige Granulation, *me* Membran, me_1 Membran flächenhaft, *fa* Fäden, distal verdickt, *li* Limitans, *schs.l* Schlussleiste, *schs.*l_1 desgl. flächenhaft (der Beziehungsstrich reicht nicht ganz bis zu der deutlich körnigen Leiste hin).

Der übrige, von Fäden freie (?), Zellraum, der in der Umgebung des Kerns, vorwiegend über demselben entwickelt ist, enthält helle Körnchen, in denen oft ein grösseres Korn, das sich intensiv schwärzt, nicht selten aber auch deren zwei oder mehrere, auffallen. Wenn nur ein Korn vorhanden ist und dieses dicht über dem Kern, in einer sphärenartigen Verdichtung der Körnchenmasse, eingebettet liegt, gleicht es auffallend einem Centrochonder (Joseph). Da an den Larven die Epidermzellen eine Zeit lang mit den weiter unten zu besprechenden Zellen des Atrialsackes formal übereinstimmen und gleich diesen halbmond- oder ringförmige Kerne und echte Sphären mit einem Centrochonder enthalten, so dürfte das erwähnte Korn in der That als Abkömmling eines Centrochonders zu betrachten sein. Die Bilder sprechen für degenerativen Zerfall, der an eine fortschreitende Ver-

schleimung und schliessliche Abstossung der Zelle gebunden erscheint. Man trifft vereinzelte becherförmige Zellen an, die den Charakter von Schleimzellen angenommen haben und jedenfalls zu Grunde gehen. Die angrenzenden Zellen sind dann in ihrer Form durch solche Anschwellungen beeinflusst und zeigen flügelartig vorspringende Kanten, wodurch schmale Zellen, in der Art, wie Merkel sie als Sinneszellen abbildete, vorgetäuscht werden können. Echte Sinneszellen mit Taststiften scheinen durchaus zu fehlen.

Gut geschwärzte Präparate zeigen distal den gestrichelten Grenzsaum durch eine zarte, bei Hämatoxylinfärbung deutlich hervortretende, Grenzschicht abgeschlossen, die als Limitans (nicht als Cuticula: Wolff) zu bezeichnen ist. Zwischen den Zellen finden sich in ihrem Niveau schwierig nachweisbare Schlussleisten von körniger Beschaffenheit.

Epithel des Atriums.

Das Epithel des Atriums zeigt nicht allein ein verschiedenes Verhalten gegenüber dem Epiderm, sondern ist auch an verschiedenen Punkten ungleichartig beschaffen. Soweit es zum Darm in Beziehung steht (inneres Atriumepithel), wechselt sein Aussehen von Stelle zu Stelle; am Episoma und im Umkreis der Leber dagegen (äusseres Atriumepithel) ist es bis auf wenige Stellen (siehe unten) als gleichartiges Plattenepithel entwickelt. Es enthält hier eigentümlich geformte, platte Kerne (Fig. 556), sowie im unteren Gonadenbereich und über dem queren Flossenmuskel gelbbraune Pigmentkörner. Die Kerne gleichen denen des Atrialepithels bei den Salpen (Ballowitz). Sie sind polymorph gestaltet, vor allem einseitig, gegen die Zellmitte hin, tief eingebuchtet; nicht selten ergiebt sich derart die Form einer Sichel oder die eines Ringes mit einseitig dünnem Walle. In der Ausbuchtung liegt ein Diplochonder, der sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt und in dessen Umgebung das Sarc sphärenartig verdichtet erscheint. Wo die Zellen weniger stark abgeplattet sind, sind auch die Kerne von regelmässigeren Umrissen.

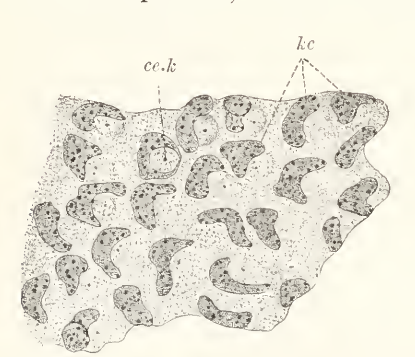


Fig. 556. *Amphioxus lanceolatus*, Epithel der äusseren Atriumwand. *kc* Kerne, *ce.k* Centralkörner, innerhalb von Sphären.

In dies platte Epithel sind im Bereich des queren Flossenmuskels schmale längs verlaufende Drüsenwülste eingelagert, die sich genau so verhalten wie das innere Epithel an den Zungen.

Das innere Epithel hat am Endostyl den Charakter des Aussenepithels; an jedem Kiemenbogen lassen sich jedoch zwei Regionen unterscheiden (Fig. 557), nämlich ein hoher Drüsenstreifen, der dem Atrium zugewendet ist, und jederseits daran anschliessend ein gefalteter Pigmentstreifen, der an das entodermale Geisselepithel anstösst und der Kiemenspalte angehört. Die Pigmentstreifen zeigen flache distal stark pigmentierte Zellen. An den Drüsenstreifen finden sich zwei Zellarten; erstens dicke cylindrische Zellen,

deren runder Kern basal liegt und die wegen körniger Beschaffenheit des Sarcs als Drüsenzellen zu deuten sind; ferner schmale Deckzellen, die zwischen die Drüsenzellen eingeklemmt sind, sich aber

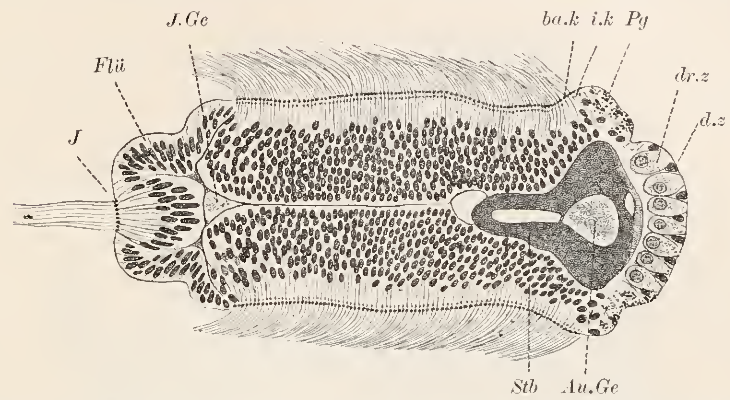


Fig. 557. *Amphioxus lanceolatus*, Zungenbogen des Kiemendarms quer. *dr.z*, *d.z* Drüsen- und Deckzelle des Drüsenstreifens, *Pg* Pigmentstreifen des Atriumepithels, *J* Innenepithel, *Flü* Flügelepithel, *ba.k*, *i.k* Basalkörner und innere Körner des Seitenepithels, *J.Ge* Innengefäss im Septum, *Au.Ge* Aussengefäss im Kiemenstab (*Stb*).

distal über sie ausbreiten und hier gelegentlich Pigmentkörner enthalten. Ihr Kern ist seitlich stark abgeplattet und liegt distal unter der Endausbreitung. Die Drüsenstreifen gewinnen dorsal, an der Uebergangsstelle des Branchialcöloms in das subchordale Cölom, bedeutend an Breite und gehen ohne scharfe Grenze in das Aussenepithel über. Dem färberischen Verhalten nach (Toluoidinfärbung) erweisen sich die Drüsenzellen an den Drüsenstreifen der Hauptbogen abweichend von denen der Drüsenstreifen an den Zungen (Joseph). Intra vitam färben sich die Drüsenstreifen der Zungen mit Carmin und Bismarckbraun und stimmen in dieser Hinsicht, wie auch in Hinsicht auf die Toluoidinfärbung, überein mit den ventralen längs verlaufenden Drüsenwülsten des Aussenepithels (Weiss), während dagegen die Streifen der Hauptbogen intra vitam Farbstoffe nicht annehmen.

Rückenmark.

Das Rückenmark (Fig. 558) hat auf dem Querschnitt im grossen Ganzen die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Basis der Chorda zugewendet ist. Die Ecken des Dreiecks, vor allem die obere, sind abgerundet; ferner ist die basale Fläche leicht konkav eingebuchtet, die seitlichen sind dagegen leicht konvex vorgewölbt. In der medialen Längsebene, etwa in $^2/_5$ der Markhöhe von der Basis an gerechnet, liegt der enge Centralkanal, der offene Rest des bei der Abfaltung vom Ektoderm entstehenden inneren Hohlraums. Ueber ihm, bis zur dorsalen Markgrenze reichend, findet sich eine Nahtlinie (Raphe), welche bei der Einengung des Hohlraumes zustande kommt. In dieser Nahtlinie sind hie und da offene Lücken, Reste der Höhlung, erhalten. An den Seiten des Centralkanals und der Nahtlinie liegt die sog. graue Substanz, welche von den Zellkörpern der Nerven- und Stützzellen gebildet wird. Sie stellt nur

einen schmalen Streifen dar; auswärts davon findet sich die viel mächtigere sog. weisse Substanz, welche die Fortsätze der Nervenzellen und Stützzellen enthält. Die Verteilung der genannten Ele-

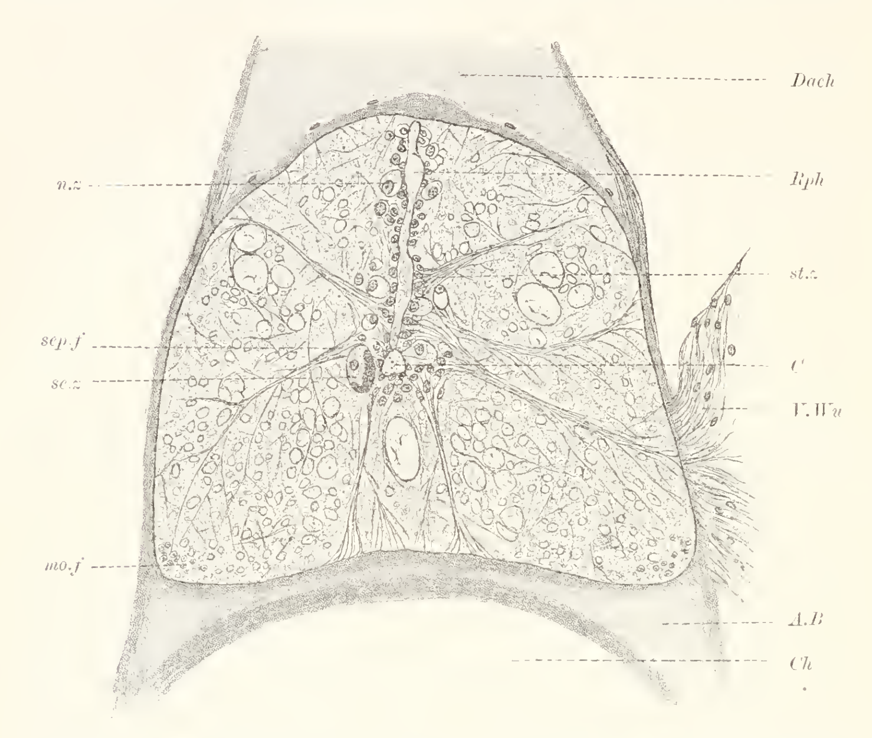


Fig. 558. *Amphioxus lanceolatus*, Rückenmark quer. *C* Centralkanal, *Rph* Raphe, *st.z* Stützzellen, *sep.f* Septalfasern. *n.z* Nervenzellen, *se.z* Sehzelle, *mo.f* motorische Fasern, *V.Wu* ventrale Wurzel, *Ch* Chorda, *A.B* axiales Bindegewebe, *Dach* Dachraum.

mente ist im einzelnen folgende. Der Centralkanal wird eingesäumt von den distalen kernhaltigen Enden (Endkegeln) der Stützzellen, zwischen welche sich, unterhalb der Endkegel, Nervenzellen mittlerer Grösse einschieben. Die Endkegel setzen sich in Stützfasern fort, die sich zu Bündeln sammeln. Die Bündel sind in der Längsrichtung des Markes septenartig abgeflacht (ventrales Septum jeder Seite) und verlaufen gestreckt zur ventralen Markfläche. Die Nahtlinie mit ihren Lückenräumen wird jederseits eingesäumt von Stützzellen, die zum Teil als Gliazellen entwickelt sind und dann Fortsätze (Gliafasern) nach verschiedenen Richtungen abgeben; die Stützzellen bilden Stützfasern, die, wie die ventralen, radial zur Peripherie ausstrahlen und sich zu gleichfalls in der Längsrichtung des Markes flächenhaft ausgebildeten Bündeln (laterale Septen), sammeln, deren jederseits 3 besonders kräftige, in flachem, schräg aufsteigendem und ziemlich steil aufsteigendem Verlaufe, hervortreten, zwischen und über welchen aber noch schwächere Bündel in weniger regelmässiger Anordnung vorkommen. Zwischen den Stütz- und Gliazellen liegen wiederum Nervenzellen von verschiedener geringer Grösse. Manche Querschnitte zeigen eine einzelne in der Naht-

linie, und zwar etwa in deren mittlerer Höhe, gelegene Kolossalzelle, deren es im ganzen Rückenmark nur wenige (ROHDE) giebt, die sich hintereinander in weiten Abständen verteilen. Während die übrigen Zellen vorwiegend unipolar sind, zeigen die Kolossalzellen bis zu acht dicken Fortsätzen; der Hauptfortsatz ist leicht in seinem Verlaufe zu verfolgen. Er zieht in einer Halbkreislinie an der Grenze der grauen und weissen Substanz entlang, entweder von rechts oder von links kommend, ventral um den Centralkanal herum, bis zur entgegengesetzten Markseite, wo er in eine der längsverlaufenden kolossalen Nervenfasern umbiegt.

Die weisse Substanz zeigt verschieden dicke Querschnitte von Nervenfasern, die sich von den Zellen der grauen Substanz verschiedener Regionen ableiten. Neben vielen sehr zarten Fasern finden sich wenige kolossale in bestimmter Verteilung. Eine besonders grosse Faser, die sich von der vordersten Kolossalzelle ableitet, liegt zwischen den ventralen Septen; ferner eine Gruppe von Fasern verschiedenen Durchmessers seitwärts zwischen den unteren und mittleren lateralen Septen. Uebergänge in der Dicke zwischen den feinen und kolossalen Fasern sind vorhanden und besonders ventrolateral, zwischen den ventralen und unteren lateralen Septen zu finden. Ferner fällt jederseits im Winkel der ventralen und lateralen Flächen eine Gruppe motorischer Fasern auf, die weniger durch Dicke als durch ihre Affinität zu Farbstoffen, vor allem zum Eisenhämatoxylin, sich auszeichnen. Sie sind in die ventralen motorischen Wurzeln zu verfolgen.

Stützgewebe (Fig. 559). Es sind zu unterscheiden die am Centralkanal und an der Nahtlinie auslaufenden Stützzellen und die nur an der Raphe vorkommenden Gliazellen. Für beide ist charakteristisch die Umbildung des Zellkörpers in starre Stützfasern, bis auf geringe Sarcreste in Umgebung des Kernes. Die Stützzellen bilden eine einzige Stützfaser, welche an der Peripherie des Markes fusst, zum Endkegel aufsteigt und dann an diesem entlang, vermutlich seitliche Fäden abgebend, zum Lumen des Kanales verläuft, wo sie endet. Manche Endkegel verdünnen sich gegen den Kanal hin wieder; der Kern liegt dann weiter basalwärts, an der

Fig. 559. *Amphioxus lanceolatus*, Längsschnitt des Rückenmarks, nach E. MÜLLER. *Rph* Raphe, *st.z* Stützzelle, *n.z* Nervenzelle, *sep.f* Septalfasern, *gfl.f* Geflechtsfasern (Gliafasern).

Grenze zur weissen Substanz. Im Endkegel finden sich nicht selten vereinzelte, sich schwärzende Körner. Der schmale Kern ist von geringer Grösse und reich an Nucleom, daher immer dunkel gefärbt. Die Stützfasern sind am besten bei Eisenhämatoxylinfärbung zu untersuchen. Sie erscheinen dann intensiv dunkelblau oder schwarz gefärbt, bewahren durchgehends die gleiche Stärke und verlaufen gerade oder nur leicht gebogen. Sie vereinigen sich zumeist mit benachbarten Fasern zu längsseptenartigen Bündeln. Da die Fasern in mittlerer Länge dicht aneinander schliessen, jedoch gegen die Endkegel hin divergieren und basal mit getrennten Füssen an der Grenzlamelle inserieren, so erscheinen die Septen von breiten Lücken durchbrochen.

Die Gliazellen liegen in verschiedener Ausbildung vor und schliessen sich zum Teil formal eng an die Stützzellen an. Sie sind zweifellos aus solchen bei Bildung der Raphe entstanden. Uebergänge stellen manche an der Naht gelegene Stützzellen vor, deren Stützfaser, nachdem sie den Endkegel passiert hat, in den schmalen helleren Nahtstreifen eintritt, in diesem verblasst und sich verliert oder ihn durchsetzt und jenseits wegen veränderter Verlaufsrichtung nicht weiter verfolgt werden kann. Eine scharfe Endigung der Stützfasern an der Nahtlinie ist überhaupt nicht leicht mit voller Sicherheit festzustellen; doch wahren sämtliche Endkegel eine gleichmässige epitheliale Anordnung. Bei den übrigen, meisten Zellen der Nahtlinie zeigen die Stützfasern mannigfaltige Verlaufsrichtung und kommen in vielen Fällen in der Mehrzahl vor. Zugleich wird die Form des Endkegels unregelmässiger und er selbst durch Entwicklung von distal entspringenden Fasern zum Zellkörper einer Gliazelle umgestempelt. Zum Zellkörper treten von verschiedenen Seiten Fasern heran und gehen hier ineinander über. Die Fasern repräsentieren in der Hauptsache die von E. Müller benannten Geflechtsfasern, die in gewundenem Verlaufe graue und weisse Substanz durchziehen und den Nervenfasern und -Zellen in erster Linie zur Stütze dienen. Zu bemerken ist, dass weitaus die meisten zur Raphe tretenden Gliafasern diese nicht durchsetzen, sondern, umbiegend, eine kurze Strecke weit longitudinal an ihr verlaufen und dann tiefer in graue oder weisse Substanz eindringen. Immerhin ziehen auch viele, besonders feinere, Fasern durch die Raphe in schräger Richtung hindurch und bilden derart ein loses Fasergewebe in ihr, das auch Nervenfasern zur Stütze dient. Die Geflechtsfasern sind durchweg feiner als die Septalfasern und weit länger. Es bleibt zweifelhaft, ob alle diese Fasern an der Peripherie ihr Ende finden (Müller). Eine Auflösung der Fasern in feinere Elemente scheint nicht vorzukommen.

Entsprechend der Einstrahlung mehrerer Fasern auf den Zellkörper einer Gliazelle ist deren Form eine verschiedene, meist gedrungene, oft schwer genauer festzustellende. Der Körper umschliesst den rundlichen oder ovalen dunklen Kern und nicht selten schwärzbare Körner, wie es von den Stützzellen erwähnt wurde.

Im Centralkanal finden sich vielfach Trümmer von Zellen, die ihn stellenweis fast völlig verstopfen. Manchmal sind unter diesen Resten Kerne noch sehr deutlich zu unterscheiden; meist sind es aber nur körnige oder kapselartige Sarcfetzen, die entweder der Wandung direkt anliegen oder durch feine Fortsätze mit dieser oder untereinander zusammenhängen. An Längsschnitten untersucht man diese Trümmer am besten. Deutlich gewahrt man hier auch eine im

Kanalinnern gestreckt verlaufende feine Faser mit anhaftenden Körnchen und herantretenden Fortsätzen der Trümmer. Es macht den Eindruck als wenn die Faser ein Produkt dieser letzteren wäre. Ihrer Lage nach ist sie mit der Reissner'schen Faser der Vertebraten vergleichbar.

Nervengewebe. In der grauen Substanz finden sich verschiedene Formen von Nervenzellen, unter denen sich vor allem vier Arten unterscheiden lassen: sensible Zellen, Sehzellen, kolossale Schaltzellen und Zellen mittlerer und geringerer Grösse mit hellem, körnchenfreiem Sarc, deren Bedeutung noch nicht aufgeklärt ist, die aber, wenigstens zum Teil, motorische Zellen sein dürften. Als fünfte, nicht nervöse, aber zu den Sehzellen in innigster Lagebeziehung stehende, Zellart kommen noch hinzu Pigmentzellen. Die sensiblen Zellen entsprechen den Spinalganglienzellen der Vertebraten. Sie liegen im dorsalen Bereiche des Markes neben der Raphe, sind von mittlerer Grösse, bipolar und besitzen ein färbbares Sarc, in welchem man sehr kleine Körnchen und zarte Fibrillen undeutlich erkennen kann. Der runde Kern ist reich an gleichmässig verstreutem Nucleom; ein Nucleolus ist schwer zu unterscheiden. Neben dem Kern, der hier sich leicht einbuchtet, liegt ein Centrochonder, umgeben von einer undeutlich entwickelten Sphäre (Heymans u. van der Stricht). Die Beurteilung der Fortsätze dieser Zellen (Fig. 560) ist zum Teil unsicher. Ein Fortsatz durchsetzt die Raphe und zweigt sich in der weissen Substanz der anderen Seite auf. Entgegengesetzt entspringt ein anderer

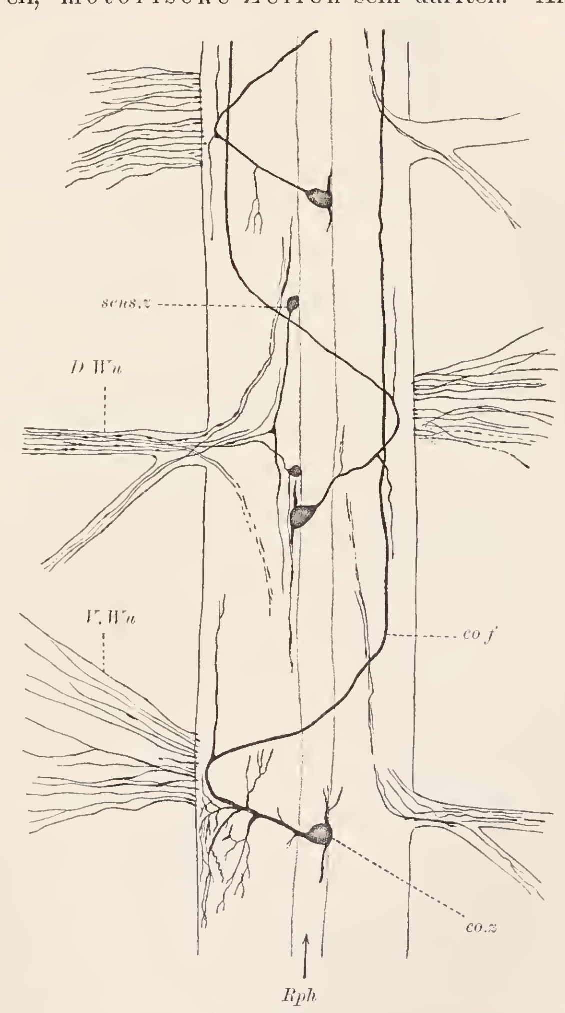


Fig. 560. *Amphioxus lanceolatus*, Rückenmark nach Golgi behandelt, nach G. Retzius. *D.*, *V. Wu* dorsale, ventrale Nervenwurzel, *sens.z* sensible Zelle, *co.z* kolossale Schaltzelle, *co.f* Axon derselben, *Rph* Raphe.

Fortsatz, der sich in der weissen Substanz der gleichen Seite gabelt. Ein Ast geht durch eine benachbarte dorsale Wurzel peripheriewärts und ist als receptorischer Axon zu deuten; der andere löst sich unter vielfacher Verästelung auf und dürfte wohl den sensiblen Axon vorstellen. Der zuerst erwähnte Fortsatz wäre dann als Dendrit aufzufassen (?).

Die Sehzellen liegen in gewissen Abständen einzeln oder zu zweit jederseits neben dem Centralkanal. Sie sind (Fig. 561) von gedrungener Gestalt, gleichen kurzen dicken Kegeln, die mit der konvexen medial fast spitz vorspringenden Endfläche sich in die Pigmentzellen einsenken. Am anderen Ende ziehen sie sich in eine Nervenfaser aus, deren Verlauf unbekannt ist. Der ovale helle Kern liegt an der Abgangsstelle der Nervenfaser; an der Grenzfläche zur Pigmentzelle zeigt das Sarc einen dunklen radial gestrichelten Saum, der aus stiftartigen leicht verdickten Enden von sehr feinen Neurofibrillen besteht, die im Kegel zur Nervenfaser, am Kerne vorbei, verlaufen (Hesse).

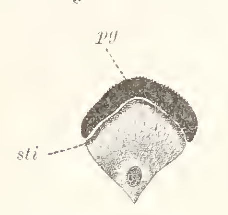


Fig. 561. *Amphioxus lanceolatus*. Seh- und Pigmentzelle (*pg*) des Rückenmarks. *sti* Stiftchensaum.

Die Pigmentzellen gleichen niedrigen einseitig gewölbten Scheiben, welche das percipierende Ende der Sehzellen einhüllen. Ihr Sarc ist völlig erfüllt von braunen Pigmentkörnern, die auch den Kern verdecken.

Die in der Raphe gelegenen Kolossalzellen sind multipolar; über den Verlauf des Axons wurde schon berichtet, die starken Dendriten lösen sich rasch auf. Das Sarc ist hell und enthält Körnchen nur in Umgebung des Kernes. Der grosse Kern ist wenig reich an Nucleom und zeigt einen deutlichen Nucleolus. Die Axone verlassen das Rückenmark nicht (Schaltzellen), sondern durchziehen dasselbe, entweder nach vorn oder nach hinten, in sehr beträchtlicher Ausdehnung, die Kolossalfasern der weissen Substanz bildend. Die ventrale unpaare Faser sowie die zwei oberen Gruppen von Kolossalfasern entstammen besonders grossen Zellen der vorderen Körperregion. Die ventrolateral gelegenen schwächeren Fasern stammen von im Schwanzteil gelegenen Zellen. Alle zeigen bei guter Erhaltung am Längsschnitt deutlich zarte Neurofibrillen in loser Anordnung, die durch Schrumpfung der hellen Perifibrillärsubstanz auf den Querschnitten meist zu einem unregelmässigen Maschenwerk zusammengebacken erscheinen.

Die hellen Nervenzellen von mittlerer und geringer Grösse liegen vor allem in Umgebung des Centralkanals, aber auch neben der Raphe. Sie sind bi- oder multipolar; nur von wenigen gelang es bis jetzt den Axon (mittels der Golgi- oder Methylenblaumethode) bis in die Nervenwurzeln und zwar in die dorsale Wurzel zu verfolgen; man vergleicht (Heymans und van der Stricht) diese Fasern mit den durch die dorsalen Wurzeln austretenden motorischen Fasern der Vertebraten. Das Sarc dieser Zellen ist hell, frei von Körnchen und schrumpft bei der Konservierung leicht; Fibrillen sind darin ziemlich deutlich zu erkennen. In dem runden nucleomarmen Kern tritt der Nucleolus scharf hervor. Auch in den kleinsten Nervenzellen übertreffen die Kerne an Grösse die der Stützzellen und unterscheiden sich ferner durch ihren geringeren Nucleomgehalt leicht von ihnen.

— Obgleich genauere Befunde noch nicht vorliegen, sind jedenfalls die meisten der schwächeren Nervenfasern der weissen Substanz zu den hellen Nervenzellen zugehörig und das Gleiche dürfte für die Elemente der motorischen Fasergruppen gelten, die in den ventrolateralen Winkeln, dicht an der Peripherie, verlaufen und zwar leicht durch feine Lücken der Grenzlamelle hindurch in die ventralen Wurzeln, nicht jedoch bis zu Zellen oder überhaupt bis zu weiter centralwärts gelegenen Nervenfasern des Markes verfolgt werden können. Die leichte Färbbarkeit dieser motorischen Fasern dürfte auf dichter Lagerung der Neurofibrillen beruhen; vermutlich ändern die Fasern centralwärts ihren Charakter und werden dadurch schwer verfolgbar.

Spinalnerven.

Die Nervenwurzeln jeder Markseite treten nicht miteinander in Berührung, wie es bei den Vertebraten der Fall ist. Ferner ist *Amphioxus* durch den Mangel an Spinalganglien ausgezeichnet. Die dorsalen Wurzeln markieren sich sehr deutlich, da dort wo sie entspringen, die Grenzlamelle des Markes breit unterbrochen ist; sie verlaufen in den Myosepten zur Cutis und erfahren hier eine weiter unten zu besprechende Verzweigung. Die ventralen Wurzeln treten weniger scharf hervor, weil die Fasern derselben einzeln die Hülle des Marks durchsetzen und sich über einen breiteren Raum, dicht neben einem Myoseptum, verteilen. Sie strahlen sofort nach ihrem Austritt fächerförmig auseinander und begeben sich zu den Muskeln, zwischen deren Fibrillenplatten sie eindringen, um hier im äusseren Bereiche, nach mehrfacher Teilung, mit einer spatelartigen Endplatte an den Platten zu enden. Jede ventrale Wurzel innerviert nur ein Muskelsegment. Zwischen den Nervenfasern finden sich, an der Ursprungsstelle der Wurzel, echte Gliazellen (Fig. 562) in nicht geringer Anzahl eingelagert, die mehrere verschieden verlaufende Fortsätze der bekannten Form und Beschaffenheit (siehe Vertebraten) besitzen. Eigentümlicher Weise sind auch einzelne quergestreifte Muskelfasern in die ventralen Wurzeln eingelagert.

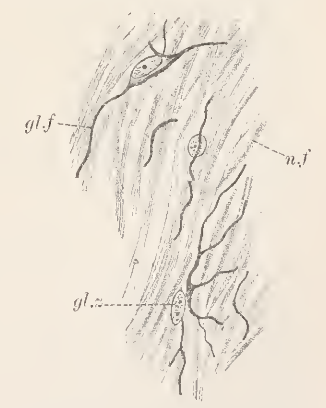


Fig. 562. *Amphioxus lanceolatus*, ventrale Nervenwurzel. *n.f* Nervenfasern (motorisch), *gl.z* Gliazelle, *gl.f* Gliafaser.

Die dorsale Wurzel steht in keiner Beziehung zu den Muskelsegmenten; sensible Fasern der quergestreiften Muskulatur fehlen durchaus (Heymans und van der Stricht). Nahe der Ursprungsstelle enthält die Wurzel eine Gruppe von echten Gliazellen, deren Fasern die zarten Nervenfasern begleiten. Auch in den Nerven, die sich von der dorsalen Wurzel ableiten, sind vereinzelt Gliazellen, immer in mittlerer Lage, vorhanden; dagegen fehlen vollständig mesodermale Hüllzellen, die den Vertebraten allgemein zukommen und hier die eigentliche Hülle der Nervenfasern bilden (Schwann'sche Scheide). Die dorsalen Wurzeln spalten sich noch im Myoseptum, bevor sie in der Cutis anlangen, in einen dorsalen und

ventralen Ast, die beide in der mittleren Cutislage weiter verlaufen, sich reich verästeln und die Oberhaut innervieren. Der ventrale Ast giebt ferner am ventralen Rande der Muskelsegmente, dort wo die Gonade ansitzt, 3 viscerale Aeste ab, die zu den Eingeweiden verlaufen. — Die Innervierung der Haut erfolgt durch Abgabe zarter

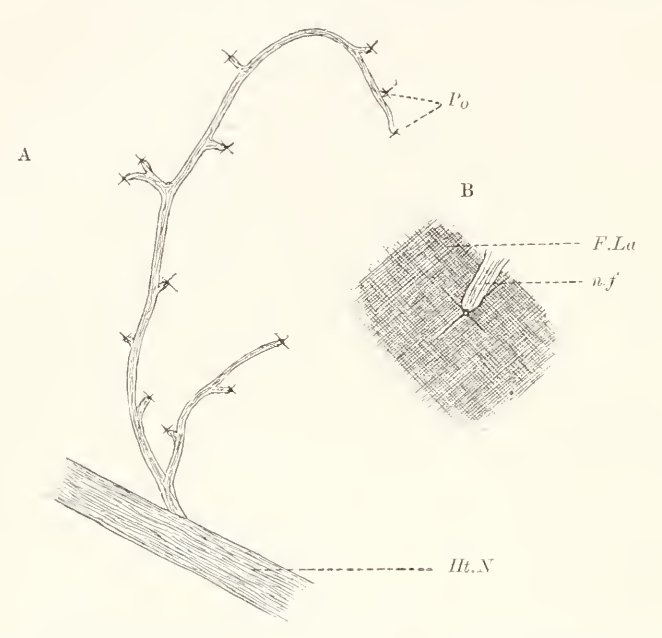


Fig. 563. *Amphioxus lanceolatus*, Hautnervendigungen, in B eine Endigung stärker vergrössert. *Ht.N* ein Hautnerv, *n.f* Endzweig, an einen Porus (*Po*), welcher die äussere Faserlage (*F.La*) der Cutis durchbricht, herantretend.

Nerven (Fig. 563), welche aufsteigend die äussere Cutislage durchsetzen (siehe dort) und an der Epithelbasis sich in die einzelnen Nervenfasern auflösen. Diese sind nicht weiter zu verfolgen.

Enteroderm (Kiemendarm).

Das Enteroderm des Kiemendarmes ist von mannigfaltigem Bau, entsprechend den verschiedenen Regionen des hohen Darmquerschnittes. Wir unterscheiden eine schmale dorsale und ventrale Fläche, welche longitudinal ununterbrochen verlaufen, und hohe seitliche Flächen, die durch die Kiemenspalten in schmale, den Kiemenbogen auflagernde, Streifen zerlegt werden. Dazu kommt noch die enterodermale Auskleidung der Kiemenspalten, welche von den Seitenflächen der Kiemenbogen getragen wird und an das ektodermale Epithel des Peribranchialraumes anstösst.

Die dorsale Fläche ist in der Mitte furchenartig eingetieft (Epibranchialfurche) und zeigt hier ein anderes Epithel als an der Grenze zu den Kiemenspalten (vakuoläre Streifen). Die Epibranchialfurche hat auf dem Querschnitt viereckige Form; zwei obere Ecken liegen unter der Chorda, neben den beiden Aortenwurzeln, die anderen, mehr abgerundeten, an der Grenze zum offenen Darmlumen.

Der vakuoläre Streifen, welcher ein kurzes Stück seitwärts von der Furche unscharf beginnt, zieht schräg gegen oben und aussen. — Auch die ventrale Fläche, welche dem Endostyl angehört, ist rinnenartig ausgetieft (Hypobranchialfurche), doch von abgerundetem Querschnitte und von reicherer Differenzierung des Epithels. Es lassen sich 9 schmale Längsstreifen in ihr unterscheiden von denen ein unpaarer mittlerer, am Grund der Furche gelegener, ferner jederseits ein lateraler und ein breiter oberer oder Randstreifen nicht drüsiger Natur, dagegen vier zwischen den genannten eingeschaltete Streifen drüsiger Natur (Drüsenstreifen) sind.

Am kompliziertesten gebaut ist die Seitenfläche des Darms, zu welcher auch die Kiemenspalten gehören. An jeder Kiemenspalte unterscheiden wir die breite Vorder- und Hinterfläche (Seitenflächen der Kiemenbogen) und die gewölbten oberen und unteren Abschlüsse der Spalten (Arkaden). Den Uebergang des Spaltenepithels in den schmalen Epithelstreifen der Innenfläche der Kiemenbogen (Innenstreifen) bilden schräg gestellte und leicht ausgekehlte sog. Flügelflächen, welche gegen die Innenfläche hin konvergieren (Flügelstreifen). In die oberen Arkaden dringt von der Mitte her das Epithel der vakuolären Streifen ein, doch wird der äussere Abschnitt von Geisselepithel gebildet. Letzteres setzt sich auf die Seitenflächen (Seitenstreifen), ersteres in bald modifizierter Weise auf die Flügel- und Innenstreifen der Bogen fort. Die obere Arkadenfläche steigt gegen das Atrium hin dorsalwärts an, die untere fällt gegen aussen zunächst etwa unter 45°, dann fast senkrecht ab, steigt aber zuletzt wieder steil empor, so dass derart der äussere Teil der ventralen Arkadenfläche einer tief ausgeschnittenen Bucht (Arkadenbucht) gleicht. Diese Bucht wird von vakuolärem Gewebe ausgefüllt; an der inneren schrägen Fläche breiten sich Seiten- und Flügelepithel der Bogen aus, während das Innenepithel der Bogen in das der Hypobranchialrinne übergeht.

Epibranchialfurche. Das Epithel ist von gleichartiger Beschaffenheit, aber von ungleicher Höhe. Es lassen sich im wesentlichen 6 longitudinale Wülste hoher Zellen unterscheiden, die durch schmale Rinnen niedrigerer Zellen, unter allmählichem Uebergang in diese, getrennt sind. Die Mittelfläche der Furche trägt 2 Wülste, zwischen welchen der tiefste, der mediale, Einschnitt liegt; es schliessen jederseits an, viel weniger scharf abgegrenzt, ein oberer Seitenwulst und ein breiter unterer Randwulst, der sich am freien Saum der Furche umschlägt und an den vakuolären Streifen anstösst. Alle Zellen, sowohl der Wülste, wie der Rinnen, sind äusserst schlank und zeigen den gleichfalls schmalen und langen Kern in basaler oder mittlerer Lage. Distal trägt die Zelle eine lange Geissel.

Im Sarc unterscheidet man eine Fortsetzung der Geissel (Geisselwurzel), die bei flüchtiger Betrachtung überhaupt allein als Zelle imponiert. Doch finden sich zwischen den Geisselwurzeln zarte Längslinien, die als dünne Zellmembranen aufzufassen sind (siehe besonders die Schilderung der grösseren Zellen von Mitteldarm und Leber). Mittelst der Membranen schliessen die Zellen dicht aneinander; Schlussleisten sind vorhanden, bilden aber so enge Ringe, dass sie wie ein Basalkorn an der Geissel erscheinen. Zwischen Membran und Geisselwurzel liegen gelegentlich feine, nicht selten aber auch deutlichere, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzende, Körner.

Der Kern färbt sich stark, lässt aber an dünnen Schnitten deutlich einen Nucleolus neben feinen Nucleinkörnern unterscheiden. Ein Basalkorn der Geissel scheint ganz zu fehlen (siehe Leber); dagegen zeigt jede Geissel ein starres, färbbares Fussstück, von je nach der Zellhöhe verschiedener Länge, das am Ende leicht geschwellt ist (Bulbus). Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass jede Geissel einer Mehrheit von Wimpern, die untereinander verklebt sind, entspricht.

Auf Flächenschnitten erscheint das Epithel als ein Wabennetz, in dessen Grenzlinien, seltner in den Maschen selbst, dunkle Punkte hervortreten. Diese Grenzlinien bilden die Zellmembranen und die ein- oder angelagerten Punkte sind als die Geisselwurzeln zu betrachten.

Vakuoläre Streifen. Rechts und links neben den Randwülsten der Epibranchialfurche und in sie übergehend liegen die vakuolären Streifen, die auch noch ein Stück in die Arkaden vordringen, deren inneren Teil auskleidend. Hier gehen sie allmählich in das Epithel der Flügelstreifen der Bögen über, enden dagegen wie scharf abgeschnitten am äusseren Rande, wo das Arkadenepithel von Geisselzellen, wie sie den Seitenflächen der Kiemenspalten zukommen, gebildet wird. Der vakuoläre Streifen zeigt ein eigenartiges helles Epithel mit cylindrischen Zellen, die von Vakuolenräumen ganz durchsetzt werden (Fig. 564). Bei flächenhaftem Anschnitt des Epithels sieht man regelmässige, abgerundet hexagonale, Maschen, deren heller Innenraum nur eine hyaline Flüssigkeit enthält. Jede Maschenlinie ist als Durchschnitt doppelter dicht aneinander gepresster Zellmembranen aufzufassen. In den Membranen gelegentlich unterscheidbare dunklere Punkte sind Durchschnitte von längs verlaufenden Fäden, die auch bei Flächenansicht der Zellen manchmal erkannt werden können.

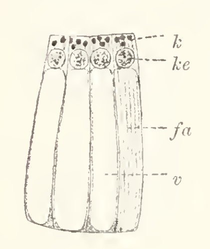


Fig. 564. *Amphioxus lanceolatus*, Zellen des vakuolären Streifens. *ke* Kern, *k* Körner, *fa* Fäden der Membran, *v* Vakuole.

Von der vakuolären Natur der Zellen überzeugt man sich an gewöhnlichen Querschnitten des Tieres durch Heben und Senken des Tubus, wobei die feinen Wandungslinien in Höhe und Tiefe weiter laufen. Der Uebergang des angrenzenden Furchenepithels in das vakuoläre erfolgt durch Verlagerung des Kernes gegen die distale Oberfläche, wobei die Geisseln sich mehr und mehr verkürzen und zuletzt verschwinden; ferner durch Verdickung der Zellen unterhalb des Kernes und durch Auftreten von übereinander gelegenen Vakuolen, die im eigentlichen vakuolären Streifen zu einer einzigen Vakuole in jeder Zelle verfliessen. Das distale Zellende bildet dann nur einen relativ dünnen gewölbten und gekörnten Saum, welcher den hier mehr in die Quere als in die Länge ausgezogenen Kern enthält. Uebrigens ist an Flächenschnitten auch eine Stützfibrille in ihm unterscheidbar. Bei Vorhandensein mehrerer Vakuolen pressen sich die vakuolenhaltigen Teile der Zellen in die vakuolenfreien der anstossenden Zellen derart ein, dass das Epithel wie ein Maschenwerk erscheint.

Kiemenbogen (Fig. 565). Der äussere Teil der oberen Arkaden, welcher an das pigmentierte Ektoderm des Atriums anstösst, sowie die seitlichen Flächen jedes Kiemenbogens, sind mit Geisselepithel ausgestattet, das sich von dem Epithel der Epibranchialrinne (u. a., siehe

unten, insgesamt nutritorisches Epithel zu nennen) wesentlich dadurch unterscheidet, dass Fussstücke der Geisseln kaum angedeutet, Bulben überhaupt nicht entwickelt und die Geisseln selbst stärker

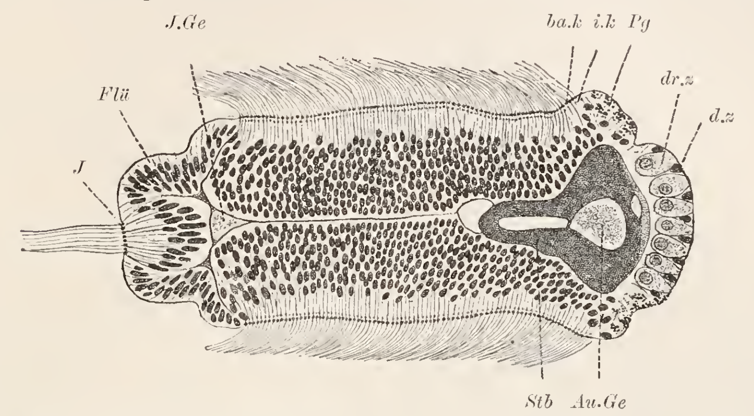


Fig. 565. *Amphioxus lanceolatus*, Zungenbogen des Kiemendarms quer. *dr.z*, *d.z* Drüsen- und Deckzelle des Drüsenstreifens, *Pg* Pigmentstreifen des Atriumepithels, *J* Innenepithel, *Flü* Flügelepithel, *ba.k*, *i.k* Basalkörner und innere Körner des Seitenepithels, *J.Ge* Innengefäss im Septum, *Au.Ge* Aussengefäss im Kiemenstab (*Stb*).

ausgebildet sind. Dies Seitenepithel kann daher als echtes Geisselepithel vom Fussstückgeissel- oder nutritorischem Epithel unterschieden werden. Nutritorische Funktion dürfte ihm nicht zukommen. Fussstückgeisselepithel findet sich indessen auch an den Bogen und zwar an den Innenstreifen, wo es in einiger Entfernung unterhalb der Arkaden beginnt. Die Flügelstreifen, die sich zwischen Innen- und Seitenstreifen einschieben, haben ein indifferentes Epithel, das in das vakuoläre der Arkaden übergeht.

Ventral geht allein das Innenepithel der Bogen in das Epithel der Hypobranchialrinne über. Flügel- und Seitenepithel breiten sich im Bereiche der unteren Arkaden aus und zwar bedeckt das erstere in Form eines abgeplatteten Epithels die breite, schräg abfallende, Innenfläche der Arkaden; das letztere aber, das nur an der unmittelbaren Uebergangsstelle der Bogen in die Arkaden gegen innen hin vorgreift, bildet einen schmalen, durch seine Geisseln leicht erkennbaren, Streifen längs der Arkadenbucht, die wiederum in ihrer Tiefe und gegen aussen hin von hohen vakuolären Zellen ausgekleidet und ausgefüllt ist, daher an der Epitheloberfläche viel seichter erscheint als an der tief einspringenden Basalfläche.

Die Geisselzellen der Seitenflächen sind sehr schlanke Elemente, deren Kerne in verschiedenen Niveaus, nie aber am Zellende, liegen und derart ein vielschichtiges Epithel vortäuschen. Jede Zelle schliesst distal ab mit einem sehr deutlich hervortretenden, intensiv sich schwärzenden, Korne (Basalkorn), von dem die lange gleichfalls leicht sich schwärzende Geissel entspringt. Eine dem äusserst dünnen Sarc eingebettete Geisselwurzel ist nicht selten scharf zu unterscheiden und wird in kurzer Entfernung vom Basalkorn durch ein kleines Innenkorn geschwellt. Flächenhafte Anschnitte zeigen, dass die Basalkörner sehr regelmässig angeordnet sind und in 4 Richtungen (longitudinal, transversal und diagonal) Reihen bilden. Schlussleisten waren nicht sicher festzustellen.

Das Flügelepithel hat einen ganz anderen Charakter. Es besteht aus schlanken, aber doch weit niedrigeren, Zellen, welche nur kurze Geisseln besitzen; die Kerne sind hochgelegen und über ihnen, vor allem an der distalen Sarcgrenze, liegen Körner dicht verstreut, unter denen wohl auch Basalkörner sich vorfinden dürften.

Das Epithel der schmalen Innenstreifen gleicht dem Epithel der Epibranchialfurche. Die Zellen sind hoch, wenn auch niedriger als die der Seitenstreifen, fadenförmig und zeigen den Kern ausschliesslich in basaler Lage. Die Geisseln haben Fussstücke, die besonders im vordersten Bereiche des Kiemendarmes beträchtliche Länge besitzen.

Hypobranchialfurche. Die Furche wird von Fussstückgeisselzellen in zweierlei Modifikationen ausgekleidet. Wir unterscheiden jederseits in der Tiefe der Furche zwei Zellstreifen die an der freien Oberfläche viel schmäler als an der Basalfläche und zudem an ersterer Stelle leicht hohlkehlig eingetieft sind. Auf dem Querschnitte erinnern diese Streifen daher an Sinnesknospen. Die schlanken, aber im Vergleich zu den übrigen Elementen immerhin voluminösen, Zellen, die sich distalwärts verschmächtigen, zeigen den relativ kurzen, elliptischen Kern in basaler Lage auf mehrere Niveaus verteilt. Das Sarc ist längsfädig struiert und enthält Körnchen geringer Grösse, die sich mit Hämatoxylin bläuen; überhaupt nimmt die ganze Zelle bei Hämatoxylinfärbung einen hell bläulichen Ton an. Ob sie deswegen als Drüsenzellen zu bezeichnen sind, bleibt immerhin in Rücksicht auf die Anwesenheit einer Geissel fraglich (siehe dagegen die Drüsenzellen der Leber); doch scheinen sie eine drüsige Modifikation der Fussstückgeisselzellen vorzustellen und man kann deshalb die Streifen als Drüsenstreifen bezeichnen. Die Zellen sind in den ventralen Streifen etwas dicker als in den lateralen; in ersteren ist ferner das Sekret nur sehr lose oder höchstens am Kern dichter verteilt, in den letzteren dagegen bildet es in der Nähe des relativ hellen, einen deutlichen Nucleolus enthaltenden, Kerns und im distalen Zellabschnitt langgestreckte dichte Einlagerungen, die den Eindruck erwecken als wären die Kerne sehr lang gestreckt und als gäbe es auch distal eine Lage von Kernen. An den Geisseln sind deutlich Fussstücke und Bulben zu unterscheiden.

Die nicht drüsigen Fussstückgeisselzellen der übrigen Streifen sind schlanker und enthalten den schmalen Kern in sehr verschiedenen Niveaus. Die Geisseln sind besonders am Mittelstreifen mächtig entwickelt und zeigen Fussstücke und Bulben sehr klar. Basalkörner werden, wie allgemein am Fussstückgeisselepithel, durch die engen Schlussleistenringe vorgetäuscht. Innere Körner, sowie ein Innensaum von eigenartiger, schwer genauer zu analysierender, Beschaffenheit, sind vorhanden und unterscheiden die Zellen von den sonst ganz ähnlich struierten Elementen der Epibranchialfurche. In den Zellen des Mittelstreifens finden sich auch eingestreute schwärzbare Körnchen, besonders in distaler Lage. Die nicht drüsigen Streifen springen in Angrenzung an die Drüsenstreifen distal ein wenig über diese vor.

Mitteldarm und Leber.

Als Mitteldarm ist der auf den Kiemendarm folgende Abschnitt des Darmes, von welchem am vorderen Ende die rechtsseitig

gelegene Leber entspringt, zu bezeichnen. Er zeigt ein hohes Fussstückgeisselepithel, sowie eingestreute Drüsenzellen. Die Nährzellen gleichen strukturell den Fussstückgeisselzellen der Epibranchialfurche, in welche sie auch direkt übergehen; nur sind alle Strukturen hier wegen der Grösse der Elemente besser zu untersuchen. Von der Geissel ist oft nur das Fussstück erhalten, welches eine ansehnliche Länge hat, sich leicht mit Eisenhämatoxylin schwärzt und distal (Fig. 566) den länglichen Bulbus, zeigt, während proximal ein Basalkorn nicht zu unterscheiden ist. Eine Geisselwurzel ist als dunkle Fibrille im Sarc weit zu verfolgen; selbst basal finden sich in den Zellen dunkle Längsfibrillen, die als Fortsetzungen der Wurzeln aufzufassen sind. Das Sarc wird von einer scharf unterscheidbaren Membran eingehüllt, die wohl meist aufs innigste denen der Nachbarzellen anliegt. Im Schnitt sieht man diese zarten, aber starren, Membranlinien bei Heben und Senken des Tubus in Höhe und Tiefe verlaufen; am besten treten sie im distalen Zellbereich hervor. An der Oberfläche des Epithels entsprechen den Membranen deutliche Schlussleisten, die bei Erfüllung der Zellen mit Körnern, was häufig beobachtet wird, weit von der Geissel abstehen, in anderen Fällen der Geissel dicht anliegen und wie Basalkörner derselben erscheinen können (siehe Epibranchialfurche). Man kann sich an günstigen Stellen überzeugen, dass die Membranen sich jenseits der Leisten in Kragen, welche die Fussstücke umgeben, fortsetzen. — Die Nährzellen sind nicht überall völlig gleichartig; stellenweis, so unmittelbar am Eingang des Mitteldarmes, sind sie auffallend hell und schlank und zeigen besonders kräftige Geisseln.



Fig. 566. *Amphioxus lanceolatus*, Geisselzellen aus Mitteldarm. *fu* Fussstück der Geissel, *gei.wu* Geisselwurzel, *me* Membran, sich über die Schlussleiste (*schs.l*) in den Kragen fortsetzend.

Das sehr locker struierte, oft von Vakuolen durchsetzte, Sarc enthält meist in Menge helle Körner verschiedener Grösse eingelagert, die als Trophochondren aufzufassen sind. Die länglichen Kerne liegen fast durchgehends in der basalen Region der Zellen, in verschiedenen Niveaus; nur vereinzelte finden sich höher. Sie zeigen verstreut liegende Nucleinkörner und einen deutlichen Nucleolus.

Die Drüsenzellen sind nur bei Erfüllung mit Sekret deutlich zu unterscheiden. Sie erscheinen dann in den sekrethaltigen Teilen dicker als die Nährzellen und voll runder Körner, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen. Nach diesem färberischen Verhalten sind sie als Eiweisszellen zu deuten. Geisseln fehlen an ihnen vollständig.

Die Leber stellt ein umfangreiches rechtsseitig gelegenes Rohr vor, das an der Grenze von Kiemendarm und Mitteldarm vom letzteren entspringt, gegen vorn sich wendet und geschlossen endet. Strukturell zeigt es die grösste Uebereinstimmung mit dem Mitteldarm, weshalb in der Hauptsache auf diesen verwiesen werden kann. Von Unterschieden seien folgende hervorgehoben. Die Zellen sind im allgemeinen etwas voluminöser und dementsprechend auch die Kerne grösser und weniger dicht verteilt; sie zeichnen sich besonders durch einen grossen Nucleolus aus. Ferner finden sich in Vakuolen grössere runde helle Schollen eingelagert, die vielleicht als die Exkretkörner, denen

im Leben die Leber eine grünliche Färbung verdankt, anzusehen sind. Drüsenzellen giebt es derselben Art, wie im Mitteldarme.

Chorda und Chordascheide.

Die Chorda des *Amphioxus* zeigt einen von der Struktur der Vertebratenchorda in manchen Beziehungen abweichenden Bau. Sie besteht aus derben quergestellten Platten (Fig. 567) mit dazwischen gelegenen Kernen und Sarcresten; aus dem dorsal und ventral gelegenen sog. Müller'schen Gewebe und aus der sehr dünnen Chordascheide. Blasige Chordazellen und ein zusammenhängendes Chordaepithel, wie bei den Cranioten, fehlen.

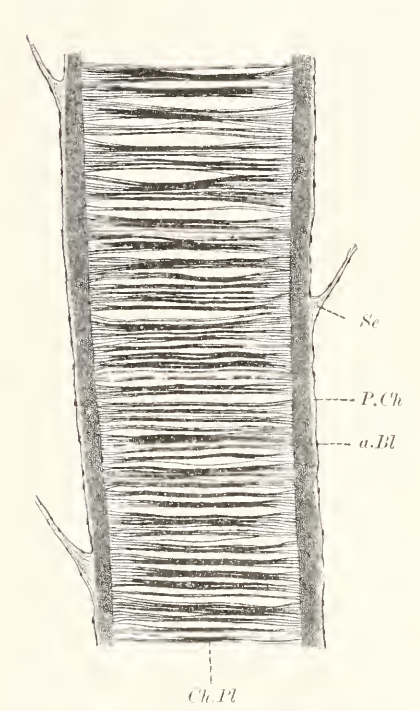


Fig. 567. *Amphioxus lanceolatus*, Chorda längs. *Ch.Pl* Chordaplatten, *Se* Myosepten, *P.Ch* perichordale Scheide, *a.Bl* axiales Blatt.

Der Querschnitt der Chorda bildet eine aufrecht stehende Ellipse. Diese wird fast ganz von den Chordaplatten gebildet, welche nur dorsal und ventral, dorsal stärker, leicht konkav ausgebuchtet sind. In diesen Ausbuchtungen findet sich das Müller'sche Gewebe, welches aus kleinen verästelten Zellen besteht und jederseits sich noch zwischen die Platten fortsetzt, ventral weiter als dorsal. Die äussere Grenze des Querschnitts bildet die zarte Scheide. Im mittleren Bereiche der Platten finden sich vereinzelte ziemlich grosse und abgeplattete Kerne, von spärlichem Sarc umgeben, die den Platten dicht anliegen. Dorsal und ventral verlaufen an der Innenseite der Scheide, dem Müller'schen Gewebe aufliegend, longitudinale Fasern in einfacher Lage, die ventral schmäler und schwerer nachzuweisen ist. Ferner finden sich dorsal rechts und links, in ziemlich regelmässigen Abständen, zahnartige Vorsprünge der Chorda, welche, gleichfalls von der Scheide umgeben, in das perichordale Bindegewebe, gegen das Rückenmark hin, sich einsenken. Die Platten setzen sich nicht in diese Chordazähne fort, dagegen enthalten die Zähne Büschel von Fibrillen, die zum Müller'schen Gewebe gehören.

Chordaplatten. Auf dem Quer- und Längsschnitt, am deutlichsten bei Maceration, erkennt man, dass die Chorda in der Hauptsache von dünnen Platten gebildet wird, die dicht hintereinander stehen, wie die Münzen in einer Geldrolle, und sich leicht isolieren lassen. Sie haften mit den hohen Seitenkanten fest an der dünnen Scheide, sind dagegen dorsal und ventral leicht ausgeschnitten und hier durch das sog. Müller'sche Gewebe von der Scheide getrennt.

Jede Platte besteht aus äusserst regelmässig quer verlaufenden starren Fibrillen, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen; sie werden durch eine helle Kittsubstanz zusammengehalten. Jede Fibrille wieder zerfällt in etwa 5—9 Glieder (Fig. 568), deren Grenzen durch kornartige Verdickungen markiert sind. In diesen Verdickungen findet bei isolierten Fibrillen leicht Zerreissung statt (v. Ebner). Innerhalb jedes Gliedes wiederum färbt sich die mittlere Region (Mittelstreifen) intensiver und erscheint zugleich dicker als beide seitlichen Regionen (Seitenstreifen), ohne dass jedoch meist scharfe Grenzen vorlägen. Auch am Mittelstreifen kann man wieder einen mittleren dunkleren und seitliche hellere Abschnitte unterscheiden (Joseph). Entsprechend dieser Ausbildung der Streifen an den Gliedern jeder Fibrille erscheinen die Chordaplatten quergestreift. Da sich zugleich die Mittelstreifen anisotrop, die Seitenstreifen isotrop verhalten (v. Ebner), wird die Aehnlichkeit dieser Querstreifung mit der Muskelquerstreifung auffallend. Man könnte den Mittelstreifen mit A, die Körner zwischen den Fibrillengliedern mit Z vergleichen. Doch liegt der Unterschied vor, dass die Körner in meist unregelmässigen Linien über die Chordaplatten hinweg verlaufen, dass also die entsprechenden Glieder der angrenzenden Fibrillen leicht übereinander übergreifen oder gegeneinander zurückbleiben, daher die Grenzen zickzackförmig ausfallen. Ferner ist chemisch ein Unterschied der Plattenfibrillen gegen die Muskelfasern vorhanden, da sie gegen Säuren und Alkalien resistent sind. Sie verhalten sich in allen Punkten wie die starren Fibrillen in den Wandungen der Chordazellen der Cranioten (v. Ebner) und sind daher als eigenartige Stützfibrillen aufzufassen.

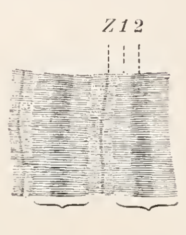


Fig. 568. *Amphioxus lanceolatus*, Stück einer Chordaplatte mit Querstreifung, nach Joseph. *Z* Grenzlinie der Fibrillenglieder, *M* anisotroper Mittelstreifen eines Gliedes, beiderseits von isotropen Seitenstreifen eingefasst, *1* und *2* hellerer und dunklerer Teil des Mittelstreifens.

Meist sind die Platten leicht wellig gebogen und daher auf Chordaquerschnitten nur teilweis getroffen. Ueber ihre Anordnung geben Frontalschnitte durch gut konserviertes Material Aufschluss. Jede Platte beginnt an der Chordascheide mit leicht verbreitertem Saume, der von geringerer Färbbarkeit ist als die Platte selbst. Während die Säume der verschiedenen Platten bei guter Erhaltung aneinander stossen, klafft zwischen den Platten ein schmaler Spalt. Indem fast immer eine Anzahl Platten sich innig aneinander legen (Plattenbündel), entstehen zwischen den Bündeln weitere Lücken. Da sich ausserdem die Platten oft wellig krümmen und derart an mehreren Punkten berühren, an anderen aber um so weiter von einander abstehen, können sich Bilder ergeben, wo auf dem Frontalschnitt statt paralleler Querlinien ein Netz querverlängerter Maschen vorzuliegen scheint. Auf solche Weise kann eine blasige Struktur der Chorda, nach Art der Vertebratenchorda, vorgetäuscht werden (Lwoff). Zwischen den gewöhnlichen kräftigen Platten kommen in verschiedenen, aber kurzen, Abständen dünnere Platten vor, deren Bedeutung und Beziehung zu den echten Platten fraglich bleibt. Häufig trifft man auf eigentümlich veränderte Platten. Sie sind von anscheinend homogener oder auch undeutlich faseriger bis krümlicher Beschaffenheit, stark verzerrt,

lokal geschwellt oder im ganzen verdickt. Sie können den Zusammenhang mit der Scheide verloren haben. Man sieht dann die Randsäume oft noch an der Scheide anhaften und es lässt sich derart die Zahl der degenerierten Platten feststellen. Auf solche sind wahrscheinlich auch faserig-krümliche, unbestimmt begrenzte, Massen zurückzuführen, die man bei manchen Exemplaren hie und da in weiteren Lücken zwischen den Chordaplatten wahrnimmt.

Die auf jedem Chordaquerschnitt sichtbaren flachen, ziemlich grossen, Kerne, welche meist in der mittleren Region vorkommen und von spärlichem Sarc umgeben sind, liegen, wie Frontalschnitte lehren, zwischen den Platten. Die Kerne sind, von der Fläche gesehen, oval, und enthalten neben einem Nucleolus nur geringe Mengen feiner Nucleinkörner, färben sich daher nur blass. Das Sarc ist zart granuliert und gleichfalls hell; es zieht sich in nicht weit zu verfolgende Fortsätze aus und haftet fest an den zugehörigen Platten, bei deren gewaltsamer, artifizieller, Trennung es deformiert wird.

Die Entstehung der Chordaplatten ist noch nicht aufgeklärt (siehe bei MÜLLER'schem Gewebe). HATSCHEK zeigte, dass die Chorda zunächst aus soliden Zellen, die zu mehreren auf einem Querschnitt übereinander angeordnet sind, besteht. In den Zellen treten Vakuolen auf und zwar grosse in den mittleren, kleine in den oberen und unteren Zellen. Die Zellen mit grossen Vakuolen ordnen sich nun hintereinander in einer Reihe an; dabei werden die Vakuolen in der Längsrichtung des Tieres stark abgeflacht. Weitere Entwicklungsstadien sind unbekannt.

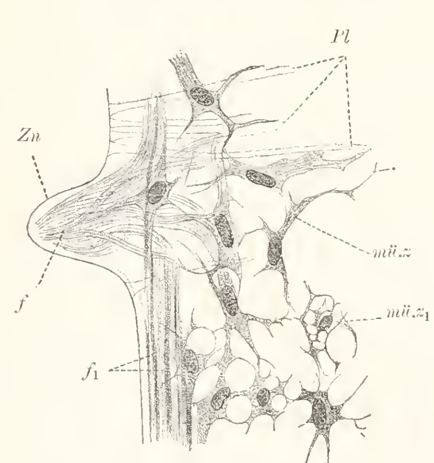


Fig. 569. *Amphioxus lanceolatus*, Längsschnitt durch das MÜLLER'sche Gewebe. *Zn* Chordazahn, *Pl* Chordaplatten, *f* Zahnfibrillen, f_1 longitudinale Fibrillen, *mü.z* bindezellartige MÜLLERsche Zellen, $mü.z_1$ vakuoläre MÜLLER'sche Zellen.

MÜLLER'sches Gewebe. Die oben und unten im Chordaquerschnitt gelegenen Zellen (Fig. 569) zeigen in Umgebung eines kleinen länglichen schwach sich färbenden Kernes einen unscheinbaren Zellleib, der sich in mehrere bogenförmig verlaufende Fortsätze auszieht, die insgesamt das Bild eines von runden oder länglichen Vakuolen verschiedener Grösse durchsetzten Gewebes darbieten. Indessen erweisen sich nur die kleineren der auf einem Schnitte sichtbaren Kreise als echten intracellulär gelegenen Vakuolen entsprechend; die übrigen werden von freien Fortsätzen gebildet, durchsetzen also zusammenhängende Hohlräume, die allerdings ihrer Entstehung nach auf Vakuolen zurückgeführt werden müssen.

An günstigen Präparaten ist noch zu sehen, dass zwischen den Fortsätzen einer Zelle dünne schwimmhautartige Verbindungen, die Reste geschlossener Vakuolenwandungen, vorhanden sind; das gilt vor allem für die der Scheide unmittelbar benachbarten Zellen, während

die nahe an den Platten gelegenen, die am Präparat meist aus dem Kontakt mit anderen Zellen gerissen sind, stern- oder spindelförmig erscheinen und an Bindezellen erinnern. Aber auch hier lässt sich der lamellöse Charakter der Fortsätze an guten Präparaten erkennen; sie bilden vielfach grössere, lang ausgezogene, mit kurzen schmäleren Zipfeln am Rande besetzte Platten, in denen eine fädige Struktur, wie überhaupt an allen Fortsätzen, nachweisbar ist.

Eine Faserung tritt besonders an zwei Stellen hervor. Das Müllersche Gewebe bildet an der Scheide einen dünnen Sarcbelag, welcher schwärzbare longitudinale Fibrillen (Joseph), dorsal in breiterer Zone als ventral (v. Ebner), eingelagert zeigt. Diese Fibrillen sind von den sonst in den Müller'schen Zellen nachweisbaren Fäden nur durch ihre regelmässigere Anordnung verschieden und daher nicht als Ligament (Joseph), sondern als dorsaler und ventraler longitudinaler Fibrillenstrang der Chorda zu bezeichnen.

Die zweite deutliche Faserung des Müller'schen Gewebes findet sich in den Chordazähnen. Hier strahlt vom blinden Zahnende, welches auch von der Scheide ausgekleidet wird, ein dickes Fibrillenbündel in den vom Müller'schen Gewebe eingenommenen Raum aus. Die Fibrillen sind zarter als die der Chordaplatten und schwärzen sich nicht so leicht (v. Ebner). Es zeigt sich einerseits, dass sie mit den Müller'schen Zellen zusammenhängen und aufgefaserte Fortsätze derselben vorstellen; andererseits aber haben sie auch Beziehungen zu den Chordaplatten, an welche sie sich anlegen. Auch sonst kommen im Müller'schen Gewebe dicht über den Chordaplatten einzelne querverlaufende Fibrillen vor, die von den Zellen des Gewebes abzuleiten sind.

Das Müller'sche Gewebe zeigt somit eine gewisse Mannigfaltigkeit der Ausbildung, die es möglich erscheinen lässt, dass die Neubildung von Chordaplatten während des postembryonalen Wachstums von ihm ausgeht. Dafür spricht auch, dass sich das Gewebe beiderseits längs der Scheide zwischen die Platten fortsetzt, dass dabei die kleinen Kerne etwas an Grösse zunehmen und hierdurch den eigentlichen Plattenkernen, welche übrigens nicht immer bloss in der mittleren Plattenregion, sondern auch gelegentlich seitlich liegen, ähnlich werden. Manchmal ist das Gewebe abnorm stark entwickelt und füllt fast den ganzen Raum zwischen den Platten aus (Joseph).

Chordascheide. Die äusserst zarte Scheide ist am Schnitt nur bei günstiger Färbung, z. B. mit Hämatoxylin, deutlich zu unterscheiden und lässt eine besondere Struktur nicht erkennen. Sie liegt dem perichordalen Bindegewebe dicht an und ist an keiner Stelle, auch nicht an den Zähnen, durchbrochen. Ihre Entstehung ist bis jetzt unbekannt, doch lässt sich aus ihren innigen Beziehungen zu den Platten und zum Müller'schen Gewebe auf eine Ableitung von beiden Geweben schliessen.

Muskulatur.

Die quergestreifte Muskulatur bildet den grossen segmental gegliederten Seitenstammmuskel und den ungegliederten queren Flossenmuskel. Wir betrachten zunächst den Seitenstammmuskel. Dieser zeigt einen primitiven, in gewisser Hinsicht aber eigenartigen, Bau. Er besteht aus parallel und dicht gestellten, longitudinal verlaufenden, dünnen Blättern von Myofibrillen (Fibrillenplatten), die

aussen, gegen das Myocöl hin, vom Myolemm, innen durch die zarte, zur Wand des Sklerocöls gehörige, Muskelfascie, vorn und hinten durch die Myosepten begrenzt werden. Gegen oben hin läuft der Muskel schmal im Winkel, den Cutis und dorsales Interspatium bilden, aus; ventral schlägt er sich gegen innen um und bildet somit eine Falte, deren inneres Blatt am longitudinalen Muskelseptum, welches den Nerv enthält, wieder bis in Chordahöhe emporsteigt und hier mit schmaler Kante endet. Bindegewebe fehlt innerhalb des Muskels vollständig; ebenso ist eine Abgrenzung in einzelne Muskelzellen nicht möglich, da sämtliche Fibrillenplatten gleichmässig aufeinander folgen. Hervorgehoben sei, dass der ganze Muskel medial, lateral, dorsal und ventral an präformierte Hohlräume (Myo- und Sklerocöl) stösst, die ineinander übergehen. Die Räume können artifiziell erweitert sein, sind aber auch an guten Präparaten vorhanden und daher keine Kunstprodukte.

Die Fibrillenplatten verlaufen radial von aussen gegen die Chorda hin, nur diejenigen des ventralen Innenblattes steigen von innen und unten gegen aussen und oben empor, bilden demnach mit den Platten des Aussenblattes am Längsseptum einen spitzen Winkel. Jede Platte besteht aus einer Reihe dicht gestellter quergestreifter Fibrillen, welche durch Quernetze (sog. Quermembranen), entsprechend den Grenzen der Fibrillensegmente, untereinander verbunden werden. Verbindungen der benachbarten Platten untereinander liegen nicht vor; deshalb lösen sich auch die Platten sehr leicht von einander, während sie schwerer in die einzelnen Fibrillen zerfallen. Innerhalb der Segmente tritt die Querstreifung sehr deutlich hervor; am häufigsten kommen die typischen Querstreifen (Q) zur Beobachtung. Im übrigen kann hier nicht weiter auf den Fibrillenbau eingegangen werden, es sei vielmehr auf die ausführliche Darstellung bei der Salamanderlarve verwiesen.

Ein Myolemm ist mit Sicherheit nur an der lateralen Fläche des Muskels nachweisbar. Hier bildet es eine zarte, aber feste, Membran, an welche die Fibrillenplatten vermittelst sehr schmaler oder breiterer Verbindungslamellen, die wieder untereinander in mannigfaltiger Weise zusammenhängen können, herantreten. Auch zwischen den Platten erkennt man hie und da an guten Präparaten zarte Linien, die auf eingeschobene Lamellen (Myolemmsepten ?) zu beziehen sein dürfen.

Die länglichen, bläschenförmigen, einen Nucleolus enthaltenden, Kerne liegen einzeln zwischen den Fibrillenplatten, diesen dicht an. Sie verteilen sich in der äusseren Hälfte des Muskels, sind manchmal dem Myolemm dicht benachbart.

Aus der Entwicklungsgeschichte (Hatschek) ergiebt sich die Entstehung des Muskels aus dem medialen Endothel (Muskelblatt) der Ursegmente. In den Endothelzellen, die nach und nach zur Segmentlänge auswachsen, treten die Myofibrillen an der medialen (basalen) Seite in Reihen geordnet auf. Allmählich wird sämtliches Sarc der Zellen in Fibrillenplatten umgewandelt, die Zellgrenzen verschwinden und die Kerne erscheinen zwischen den Platten verstreut.

Der quere Flossenmuskel repräsentiert die mediale Auskleidung (Muskelblatt) der paarigen Flossenhöhlen (Pterygocöls), welche Verlängerungen des linksseitigen Kopfcöloms (siehe näheres im allg. Teil, Architektonik, Homomeria) vorstellen. Auch er besteht aus Fibrillenplatten, welche aber vertikal gestellt sind. Jeder Muskel

erstreckt sich der Breite nach von der Verbindungsstelle der Cutis mit der perihyposomalen Lamelle aus (siehe in Uebersicht) bis zur ventralen Mediallinie. Die äussere Fläche grenzt im Bereich der Flossen an das Pterygocöl, im Bereich ventral zwischen den Flossen direkt an die Cutis. Medioventral schiebt sich zwischen die Berührungsfläche zweier aneinander stossenden Muskeln ein longitudinales Septum der Cutis, das bis gegen das Atrialepithel vorspringt und sich hier nach beiden Seiten flächenhaft ausbreitet. Derart kommt eine Grenzlamelle zwischen der inneren Muskelfläche und dem Atrialepithel zustande, die bis zur Verbindungsstelle der Cutis mit der perihyposomalen Lamelle emporreicht. Um eine Fortsetzung der letzteren kann es sich bei dieser ventralen submuskulären Lamelle nicht wohl handeln, da ein zugehöriges Sklerocöl und ein Fascienblatt am Muskel fehlen, dieser vielmehr direkt an die Lamelle angrenzt; da ferner auch einzelne Quersepten in unregelmässiger Anordnung von der ventralen Cutisfläche aus in den Flossenmuskel eindringen und die Lamelle erreichen, und da schliesslich eine weitere Vorwucherung der Cutis in Gestalt einer dünnen Falte an der Aussenfläche des Muskels dort vorliegt, wo er an das Pterygocöl angrenzt. Letztere Falte bildet eine Fascie, die nur eine Strecke weit am Muskel emporgreift und dann scharf abgeschnitten endet; der dorsale Teil der Aussenfläche des Muskels grenzt direkt an das Pterygocöl. — Alle erwähnten Bildungen der Cutis sind vom Endothel überzogen (siehe bei Bindegewebe), das an der submuskulären Lamelle unmittelbar dem Muskel anliegt.

Auch glatte Muskulatur ist vorhanden. Das innere Blatt des Gonocöls sowie das parietale Blatt des Cöloms zeigen bei Eisenhämatoxylinschwärzung unter dem Endothel schwarze zarte Fasern, die an ersterer Stelle in zwei diagonalen, sich überkreuzenden, Schichten, an letzterer Stelle in cirkulärer Schicht, angeordnet sind. Für Muskelfasern sind diese Gebilde deshalb zu halten, da gleichbeschaffene Fasern am kontraktilen Truncus arteriosus und an den Bulbilli vorkommen (über die Gefässmuskeln siehe bei Blutgefässen).

Bindegewebe.

Mit Ausnahme des Muskelblattes liefern alle embryonal angelegten mesodermalen Blätter Bindegewebe (abgesehen von der erwähnten, glatten Muskulatur). Das Bindegewebe ist beim *Amphioxus* sehr einfach ausgebildet. Jedes Blatt besteht aus einem Endothel, das an seiner basalen Fläche Bindesubstanz ausscheidet und derart Lamellen von verschiedener Dicke und Konsistenz erzeugt, welche entweder selbständig sind (dorsales Längsseptum) oder sich den Epithelien und der Muskulatur innig anlegen (Grenzlamellen, Fascien). Echte Bindezellen, d. h. aus den Endothelien in die Bindesubstanz eingewanderte Zellen, kommen nur an wenigen Stellen vor. Sie finden sich in grösserer Zahl lokal in den Disseppimentresten des Cöloms, die in der Uebersicht erwähnt wurden; scheinen aber auch der Cutis nicht ganz zu fehlen (siehe unten). Auf den Bau der Disseppimente kann hier nicht eingegangen werden.

Dermales Bindegewebe (Cutis). Das dermale Bindegewebe (Fig. 570) bildet eine Lamelle von verschiedner Mächtigkeit, welche sich unter dem Epiderm ausbreitet und an der Innenfläche von einem

dünnen Endothel überzogen ist. Zunächst sei die Bindesubstanz betrachtet. Die Lamelle besteht aus drei Lagen, von denen die äussere sich scharf gegen innen abgrenzt und keine Beziehung zu den Myosepten aufweist, während die beiden anderen in die Myosepten umbiegen und durch diese mit dem axialen Bindegewebe zusammenhängen. Sowohl die Aussenlage wie die Innenlage sind als straffe Faserlagen ausgebildet, während die mittlere wegen ihrer charakteristischen Beschaffenheit als homogene Lage bezeichnet wird.

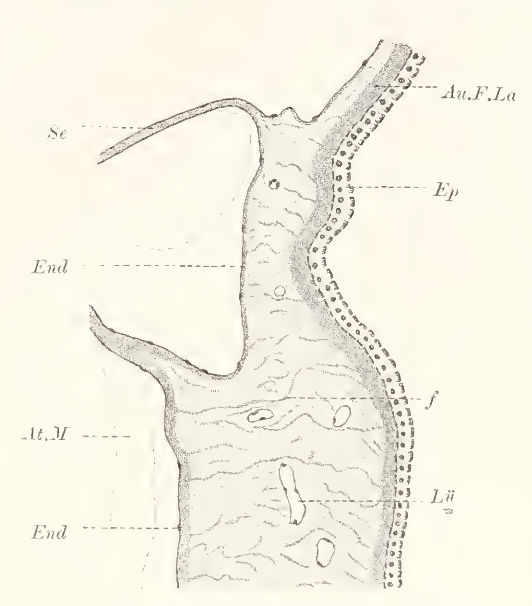


Fig. 570. *Amphioxus lanceolatus*, Cutis am Uebergang des Rumpfes in die Seitenflossen. *Ep* Epiderm, *Au.F.La* äussere Faserlage, *f* radiale Bindefasern der homogenen Lage, *End* Endothel und innere Faserlage, *Se* Septum, *At.M* Atrialmuskel, *Lü* Lücken in der homogenen Lage und Bindezellen. Nach JOSEPH.

Die Aussenlage wird von echten leimgebenden Bindefibrillen gebildet, die durch ein spärliche Grundsubstanz zusammengehalten werden. Die Fibrillen verlaufen diagonal in zwei entgegengesetzten und unter rechtem Winkel sich kreuzenden Richtungen. Sie ordnen sich zu wenigen dünnen Schichten mit differenter Verlaufsrichtung an. Bei Flächenbetrachtung einer isolierten Aussenlage sieht man dieselbe von feinen Poren innerhalb der als zarte Kittlinien erscheinenden Grundsubstanz durchbrochen; die Grundsubstanz schwillt gegen den Porus hin ein wenig an, so dass, gemäss dem Vorhandensein zweier Fasersysteme, jeder Porus als Mittelpunkt eines kleinen glänzenden Kreuzes erscheint. Durch die Poren treten die sensiblen Nerven der homogenen Lage in das Epiderm über.

Auffallend im Bau stimmt die Innenlage mit der Aussenlage überein. Sie zeigt dieselbe Faserung in zwei sich kreuzenden Systemen, doch fehlen die Poren, da keine Nerven hindurchtreten. Die Innenlage ist wesentlich dünner als die Aussenlage und oft an Schnitten kaum zu unterscheiden. Die homogene Lage ist die mächtigste unter den Cutislagen und zeigt zugleich Differenzen in der Dicke je nach der Region des Körperquerschnitts. Im Bereich des Episoma hat sie etwa die gleiche Dicke wie beide Faserlagen zusammengenommen, doch schwillt sie gegen die Myosepten hin etwas an. Bedeutenderer Wechsel in der Dicke, dem man häufig an den Schnitten begegnet, ist durch Schrumpfung, welche an der gallertigen Lage sich besonders stark bemerkbar macht, bedingt. Im Bereich der Flossenfalten ist die Mächtigkeit zum Teil eine weit beträchtlichere, so vor allem an der Aussenfläche der Falten und im Bereich der

Längsleisten der ventralen Körperfläche, wie genauer dem Uebersichtsbild zu entnehmen ist.

Die homogene Lage besteht vorwiegend aus der Grundsubstanz des Bindegewebes, nur zum geringen Teil aus Bindefasern, welche die Grundsubstanz in radialer, ein wenig schiefer, Richtung durchsetzen und in die angrenzenden Cutislagen eindringen. Sie sind am besten an den Flossenfalten zu untersuchen und erweisen sich hier als Fibrillenbündel (JOSEPH), die an der Grenze der Faserlagen sich, leicht divergierend, fussartig auflösen. An den Präparaten zeigen sie einen mehr oder weniger regelmässig spiralen Verlauf, der auf Schrumpfung der Grundsubstanz zurückzuführen ist. Darauf deuten auch die hellen Lücken, welche man sehr oft im Umkreis der Bündel, vor allem an deren Enden, aber auch sonst und besonders dicht an der Aussenlage, vorfindet und die nicht selten den Eindruck von Kanälen machen. Im speziellen ist die Anordnung der Fasern eine sehr regelmässige, wie Längsschnitte des Tieres zeigen. Sie bilden zwei sich unter spitzem Winkel durchkreuzende Systeme, deren zugehörige Fasern entweder von vorn und aussen gegen rückwärts und innen oder umgekehrt verlaufen. — Zur Grundsubstanz ist noch zu bemerken, dass sie bei sehr starker Vergrösserung eine äusserst feinkörnige Struktur aufweist.

Die Bildner der Lamelle fügen sich zu einem zarten Endothel an der Innenfläche der Cutis zusammen, von dem aus sehr vereinzelt Zellen in die Lamelle einwandern. Man begegnet solchen eingewanderten Zellen in den Flossenfalten. Hier liegen sie entweder noch in unmittelbarer Nähe des Endothels oder in verschiedenen Niveaus der homogenen Schichte; am sichersten trifft man sie an der Innenfläche der Aussenlage, niemals jedoch in dieser selbst an. Im Bereich des Episoma sind eingewanderte Bindezellen nicht mit Sicherheit aufzufinden. In der Umgebung der Zellen ist gewöhnlich die Grundsubstanz etwas geschrumpft, so dass die Zellen scheinbar frei in hellen Lücken liegen. Aus solchen Bildern erklären sich die Angaben mancher Autoren über ein Kanalsystem in der Cutis, das von einem dünnen Endothel ausgekleidet sei (siehe auch sogleich weiter unten).

Die Zellen sind am besten an den kleinen Kernen zu erkennen, die in den endothelial gelegenen Zellen stark abgeflacht, in den eingewanderten länglich-elliptisch, auch spindelig, geformt sind. Ein Nucleolus ist zu unterscheiden. Das Sarc bildet im Endothel sehr zarte Membranen von oft beträchtlichem Umfang, bei den freien Bindezellen dünne, oft gar nicht sicher erkennbare, spindelige Zellkörper. Gerüststrukturen sind nicht genauer zu unterscheiden.

Echte, mit Endothel ausgekleidete Kanäle finden sich in der Cutis der vorderen und hinteren Körperregion an gewissen Punkten. Es sei hier nur der hohen Schwanzflosse gedacht, welche dorsal vor dem After beginnt, den Schwanz umgreift und ventral bis gegen den Atemporus hin verläuft. Von der Flossenhöhle (siehe unten), welche nur in den basalen breiten Sockel der Flosse, der in der Kiemenregion dorsal ausschliesslich vorhanden ist, eindringt, gehen dünne Kanäle aus, die in der Cutis nach rückwärts verlaufen, sich gabeln und gegen den Flossenrand hin blind enden. In diesen ist ein Endothel als Fortsetzung des Cutisendothels leicht erkennbar.

In der homogenen Lage der Cutis verlaufen die sensiblen Nerven in der bei Besprechung des Nervensystems geschilderten Verteilung und Ausbildung.

Axiales Bindegewebe. Das axiale Bindegewebe besteht aus denselben Elementen, wie die Cutis, nämlich aus straffen Faserlagen und aus einer homogenen Lage, in der nur lose verteilte, aber oft kräftige, Fasern vorkommen. Die Faserlagen bilden die Umscheidung, kommen an dünnen Bindegewebspartien, so z. B. in den Myosepten, auch ausschliesslich vor; die homogene Lage tritt an den Verdickungen des Bindegewebes als Füllmasse, seltener selbständig auf. Eine besondere Stellung nimmt die perichordale Lamelle ein. Sie bildet eine geschlossene dicke Lage im Umkreis der Chorda und wird von den Chordazähnen durchbrochen; man kann sie ihrer Selbständigkeit wegen der äusseren Cutislage gegenüber stellen und zugleich in ihr den Vorläufer des Achsenskelets der Cranioten erkennen. Die zum axialen Bindegewebe gehörigen Zellen liegen, wie bei der Cutis, als flaches Endothel der Bindesubstanz aussen an; nirgends scheinen freie Bindezellen vorzukommen.

Bei der speziellen Betrachtung gehen wir von den Myosepten aus. Diese beginnen an der Cutis durch Umschlag der inneren Faserlage derselben gegen innen. Die homogene Lage folgt der Innenlage nicht, springt nur leicht in die Septenkante vor, hier spitzwinklig endend. Der Bau der Faserlagen im Septum ist derselbe wie an der Cutis; auch hier sind zwei sich kreuzende, diagonal verlaufende, Systeme von Fibrillen und eine sehr spärliche Grundsubstanz zwischen diesen vorhanden. An der zum Teil gegabelten Innenkante des Septums, welche in das axiale Gewebe übergeht, bedingt die eigenartige Flügelung (siehe Uebersicht) eine Modifikation. Die gegen vorn und hinten von der Gabelungsstelle oder von den Gabelschenkeln selbst entspringenden plumpen Flügel bestehen allein aus der homogenen Lage, in der einzeln gestellte kräftige Fasern in longitudinaler Richtung verlaufen; die eigentlichen Faserlagen liegen also an der Flügelbasis innerhalb der homogenen Lage und diese wird gegen aussen nur vom Endothel überzogen. Nur an der Gabelungsstelle tritt auch innerhalb der Myosepten die homogene Lage auf.

Da die Gestaltung des inneren Bereichs der Myosepten durch die Gabelung und das Auftreten flügelartiger Fortsätze, die wir als Verstärkungen der sehr zarten Muskelfascie betrachten müssen, eine komplizierte wird, sei hier etwas genauer darauf eingegangen. Frontalschnitte sind zum Studium dieser Strukturen unbedingt notwendig. Die Gabelung des Septums beginnt in der Höhe der dorsalen Nervenwurzeln. Beide Gabelfüsse entfernen sich gegen abwärts zu immer weiter von einander, bis sie dicht oberhalb der ventralen Nervenwurzel, dort wo deren obere Fasern sichtbar werden, fast um halbe Segmentlänge von einander an der Insertionsstelle am axialen Gewebe abstehen. Nun löst sich der vordere Gabelfuss vom axialen Gewebe ab und verstreicht allmählich. Zugleich hat sich der hintere, welcher als eigentliche Fortsetzung des Septums zu betrachten ist, gegen vorn zu verschoben. Während er erst die ventrale Nervenwurzel des nächsten rückwärts gelegenen Segments berührte, berührt er jetzt die Wurzel des eigenen Segments. Diese Verschiebung ist bedingt durch die starke Knickung, welche jedes Muskelsegment in der Höhe der ventralen Nervenwurzel aufweist. Zugleich ist noch folgendes zu beachten, was dazu beiträgt, das Verständnis der Bilder zu erschweren. Während die Myosepten unterhalb der Knickung, in Hinsicht auf die Querachse des Tieres, schräg von innen vorn gegen aussen hinten ge-

wendet sind, wenden sie sich oberhalb der Knickung gerade entgegengesetzt von aussen vorn gegen innen hinten. Indessen ergiebt sich bei Annäherung beider Gabelfüsse gegen oben hin wieder die gleiche Septenstellung wie unten. Als Wesentliches aus diesen Befunden folgt, dass durch die Gabelung der Septen die starke Knickung des Muskelsegments wesentlich gemildert erscheint. Der hintere Gabelfuss bewahrt, wenn es auch den Eindruck macht, als verschiebe sich seine Insertionskante, doch in der ganzen Höhe des Rückenmarks, wo sich die Knickung vollzieht, das gleiche vertikale Niveau. Der vordere deutet mit seiner bald geringeren, bald grösseren, Entfernung vom hinteren die Niveaudifferenzen der vorderen Muskelsegmentfläche an.

Die Flügel sind dorsal am mächtigsten entwickelt und entspringen im Bereiche der Gabelung von den Gabelfüssen. Der vordere Flügel ist der mächtigere und unten ein wenig weiter peripheriewärts gelegen als der hintere; oben ist das Verhältnis umgekehrt. Während hier, an der oberen Fläche des Segments, der vordere Flügel sich gegen aussen ausdehnt und breit verstreicht, beschränkt sich der hintere dauernd auf die Innenfläche des Segments. Er verliert sich ventralwärts schon in der Höhe der ventralen Nervenwurzel; der vordere dagegen verschwindet erst in etwa mittlerer Höhe der Chorda.

An der Gabelungsstelle der Myosepten tritt, wie schon erwähnt, die homogene Lage zwischen den Faserlagen auf und zwar kleidet sie die ganze Innenfläche der Gabel aus und schlägt sich auch auf das axiale Gewebe, so weit es zu einer Gabel gehört, um. Die beiden Faserlagen eines Septums verteilen sich also auf die beiden Gabelfüsse und der innere Gabelraum, der eine Abgliederung des axialen Cöloms ist, zeigt unter dem zugehörigen Endothel keine Faserlage. Die homogene Lage der Gabel scheint der Fasern ganz zu entbehren. Sie enthält ein aufsteigendes Blutgefäss, das blind endende Zweige abgiebt und selbst oben blind geschlossen endet (?) (dorsale Episomgefässe; über deren ventrales Verhalten siehe bei Blutgefässen).

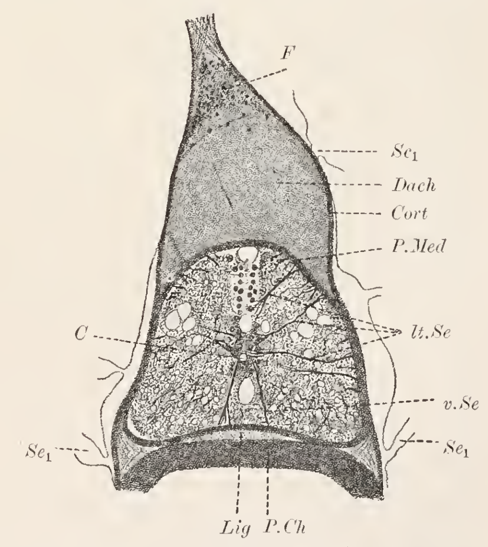


Fig. 571. *Amphioxus lanceolatus*, Rückenmark und axiales Bindegewebe. *C* Centralkanal, *lt.* und *v.Se* laterale und ventrale Stützfasersepten, Se_1 Myosepten, *P.Med* perimedullare, *P.Ch* perichordale, *Cort* corticale Faserlage, *Dach* Dachraum, *F* Fasern der homogenen Substanz, *Lig* Ligamentum longitudinale dorsale inferius.

Das dorsale Längsseptum besteht aus einer Innenlage (Fig. 571), welche die Chorda (perichordale) und das Rückenmark (perimedullare Lage) umscheidet: aus einer Rindenlage, welche mit den Myosepten zusammenhängt und entweder der Innenlage dicht anliegt oder von ihr durch eine lokal entwickelte, mittlere homogene Lage getrennt ist. Die

homogene Lage kommt vor im Dachraum und in den auf dem Querschnitt dreieckigen Zwickelräumen, welche dorsal und ventral rechts und links von der Chorda, gegen das Rückenmark wie gegen das Hyposoma hin, vorliegen. Sie findet sich ferner ausserhalb der Rindenlage, wie bereits erwähnt, in den von den Myosepten gebildeten Gabeln, und ferner, in ganz besonders mächtiger Entwicklung, im dorsalen Flossensaume (über die ganz anders gebaute Flosse der Schwanzregion wurde schon gesprochen). Während sie in der dorsalen Flosse und im Dachraum sehr arm an Fasern ist, werden die Zwickelräume reichlich von Fasern durchsetzt, die aus den angrenzenden verschiedenen Faserlagen stammen. Sie stellen eigentlich nichts anderes als Auflockerungen der Rinden- und Innenlagen vor an den Stellen, wo diese nicht so dicht als sonst aneinander stossen, und in denen die Grundsubstanz reichlicher als sonst entwickelt ist.

Die Faserlagen zeigen überall den bekannten Bau. Während aber die Rindenlage im allgemeinen nur schwach, nicht stärker als die Innenlage in der Cutis, auftritt, ist die Innenlage des axialen Gewebes im Umkreis der Chorda zur mächtigen perichordalen Lage verdickt. Die Fasern verlaufen diagonal in ihr, wie in allen anderen Faserlagen, doch mit grösserer Annäherung an cirkulären Verlauf (Joseph), kreuzen sich demnach unter spitzem Winkel; sie sind ferner nicht regelmässig in Schichten angeordnet. Auf dem Längsschnitt zeigt die Lage ein körniges, auf dem Querschnitt ein cirkulär faseriges Aussehen: die Grundsubstanz ist reichlicher als sonst in den Faserlagen entwickelt. Gegen die Rindenlage verhält sich die perichordale sehr selbständig, immerhin ist ein geringer Faseraustausch wahrzunehmen.

Die perimedullare Lage ist viel weniger kräftig entwickelt als die perichordale, stimmt mit ihr aber strukturell überein. Zwischen beide Lagen schiebt sich ein flacher schmaler Streifen longitudinal verlaufender Fasern ein, der im Vergleich mit den Vertebraten als Ligamentum longitudinale dorsale inferius zu bezeichnen ist. Ein Ligamentum dorsale superius im Interspatium fehlt vollständig; dagegen ist unter der Chorda ein wenig deutlich begrenztes Lig. longitudinale ventrale nachweisbar.

Zu betrachten bleiben noch der Dachraum und das Interspatium mit seiner Fortsetzung in die niedrige dorsale Flosse. Unmittelbar über der perimedullaren Lage findet sich innerhalb der Rindenlagen ein weiter, auf dem Querschnitt dreieckiger Raum, der von der homogenen Substanz gebildet wird (Dachraum). Nur wenige zumeist aufsteigende derbe Fasern sind hier eingelagert; sie treten dagegen dichter auf in der oberen Ecke des Dreiecks. Im übrigen schmalen Bereiche des Septums (Interspatium) sind die Rindenlagen einander sehr genähert und stehen in regem Faseraustausch. In der Flosse ist nur die homogene Lage entwickelt (Flossenstrahl). Sie füllt hier einen Raum aus, der bei der Larve noch völlig leer ist und eine Abgliederung des Myocöls darstellt (Flossenhöhle). Durch Wucherung des axialen Gewebes wird das ventrale Endothel der Flossenhöhle dorsalwärts vorgestülpt und dieser Prozess schreitet fort bis zur unmittelbaren Berührung des axialen Endothels mit dem Cutisendothel. Sehr vereinzelte dicke Fasern strahlen radial aus dem Interspatium in den Strahl aus und enden am Endothel. Die Grundsubstanz ist hier lockerer beschaffen und deutlicher körnig als an den

übrigen Partien des Bindegewebes. Es treten auch helle kanalartige Räume in ihr hervor, die radial gegen die Peripherie verlaufen und, falls sie nicht sämtlich Schrumpfungsprodukte sind, doch nur ziemlich unregelmässig verteilte Cirkulationswege eines hyalinen Enchyms, beziehentlich der Lymphe, vorstellen. Eine endotheliale Auskleidung fehlt ihnen wie allen bereits erwähnten kanalartigen Lücken des Bindegewebes.

Die perihyposomale Lamelle gleicht strukturell durchaus den Myosepten. Sie ist von geringer Mächtigkeit und nur an den Verbindungsstreifen mit den Myosepten leicht verdickt, zugleich hier im Innern von lockerer Struktur. In ihr verlaufen die von der Cutis zu den Eingeweiden aufsteigenden Nerven, sowie absteigende Arterien (siehe Blutgefässe). Das Endothel der perihyposomalen Lamelle begrenzt das Sklerocöl, welches sich an der Innenseite auch des ventralen Teils der Seitenstammmuskeln vorfindet und sich am freien Muskelrande direkt in das Myocöl öffnet. Im Bereich der Gonadenlamellen begrenzt das Endothel das Gonocöl. An der inneren Gonadenlamelle ist, wie schon bei Muskulatur erwähnt wurde, das Endothel auch Bildner glatter Muskelfasern. Die in Fortsetzung der perihyposomalen Lamelle gelegene submuskuläre Lamelle der Flossenmuskeln dürfte sich, wie gleichfalls bei Muskulatur erörtert ward, von der Flossencutis ableiten, so dass also an der Bildung des ventralen Körperabschlusses das Episom der betreffenden Rumpfsegmente gar nicht beteiligt wäre. Indessen erscheinen weitere embryologische Untersuchungen über die Ableitung des Pterygocöls und seiner Umgebung vom Kopfmesoderm (Mac Bride) erwünscht.

Muskelfascie. Die Muskelfascie ist nur ein dünnes Endothel, welches die Oberfläche des Rückenmuskels, soweit sie an das Sklerocöl grenzt, bekleidet. Wir finden sie also an der ganzen Innenfläche der Muskelsegmente. Dorsal wird sie durch die von den Myosepten ausgehenden Flügel verstärkt, ventral endet sie frei am Muskelrande, wo das Myocöl mit dem Sklerocöl in offener Verbindung steht. Ihr Nachweis ist oft ein schwieriger. An der Aussenseite der Muskelsegmente fehlt eine Fascie, wie es scheint, überall.

Parietales Bindegewebe. Das parietale Peritoneum findet sich an der Aussenseite aller hyposomalen Cölomräume. Es zeigt fast überall eine gleichförmige einfache Beschaffenheit, indem es aus dem Endothel und einer sehr dünnen Faserlamelle besteht. Wo diese an die perihyposomale Lamelle grenzt, hebt sie sich von derselben meist deutlich ab; im Bereich der Aortenwurzeln ist aber die Grenze verwischt und die Lamelle neben der Epibranchialrinne beträchtlich verdickt. Die Grenze gegen das viscerale Peritoneum ergiebt sich dorsal aus der Lage der Nierenkanälchen, welche den Ort, wo ursprünglich der Zusammenhang der Seitenplatten mit den Ursegmenten vorlag, markieren (Boveri). Ein ventrales Mesenterium ist nirgends ausgebildet. In den Cölomkanälen der Kiemenbogen gehen parietales und viscerales Peritoneum seitlich ohne scharfe Grenze ineinander über.

Viscerales Bindegewebe. Dieses gewinnt durch die Kiemenstäbe komplizierteren Bau. Es tritt in zweierlei Form auf: erstens als endotheliales Bindegewebe, gleich dem parietalen, an der Leber, in den Kiemenhauptbogen, welche Cölomkanäle enthalten, und im Endostyl; zweitens als fast völlig zellenfreies Gewebe in den Kiemenzungenbogen, welche des Cöloms entbehren. Wir haben uns vorzu-

stellen, dass die Bindesubstanz der letztgenannten Bogen auch vom visceralen Peritoneum abstammt; dass aber bei Abschluss der Kiemenspaltenbildung ein Schwund, nicht allein des Cöloms, sondern auch seines Endothels, in den Zungenbogen eintrat. Vereinzelte Zellen finden sich nur in den Bogensepten, hier übrigens auch in den Hauptbogen, vor.

Die Bindesubstanz des visceralen Gewebes repräsentiert sich in den Bogen als eine dünne Platte, welche unter rechtem Winkel zum Darmlumen gestellt und an Aussen- und Innenkante verdickt ist. Am mächtigsten verdickt ist die Aussenkante, die in den Zungenbogen an das ektodermale Atrialepithel, in den Hauptbogen an das viscerale Peritoneum anstösst. Sie enthält den Kiemenstab eingelagert und steht durch die Synaptikeln mit den benachbarten Bogen in Verbindung. Der mittlere äusserst dünne Teil der Platte bildet das Septum, welchem die Geisselzellstreifen des Spaltenepithels auflagern. An der Innenkante gabelt sich das Septum flügelartig; die leicht eingebuchtete Fläche zwischen den Flügeln trägt das Fussstückgeisselepithel der Innenstreifen; die flachen Flügelkanten das Flügelepithel der Kiemenbogen.

An der Gabelungsstelle liegt das innere Kiemengefäss; im Kiemenstabe, also an der Aussenkante, das äussere Kiemengefäss. Dieses ist bei den Zungenbogen medial im Stabe, bei den Hauptbogen nahe der Innenkante des Stabes, gelegen. Den Hauptbogen kommt noch ein drittes, das Cölomgefäss, zu, das im parietalen Peritoneum des Cölomkanals verläuft.

Im Endostyl ist die Bindesubstanz gleichfalls und zwar im wesentlichen entsprechend dem Verhalten in den Kiemenbogen gegliedert. Wir haben zu unterscheiden zwischen einer dünnen Grenzlamelle unter dem enterodermalen Epithel, welche direkte Fortsetzung der Flügel ist, und zwischen dickeren paarigen Platten, welche sich in branchiomerer Folge, als Endausläufer der dicken Aussenkanten, unter die Grenzlamelle schieben und mit ihr entweder direkt zusammenhängen oder durch die Innengefässe getrennt sind. Ein dem Septum entsprechender Teil ist also nicht entwickelt. Jede Endostylarplatte entspricht einer primären Kiemenspalte und enthält die Enden der zugehörigen Kiemenstäbe. Sie greift ein wenig über die Mittellinie über und schiebt sich demnach, da sie entsprechend den Kiemenspalten zu denen der Gegenseite alternierend gestellt ist, zwischen zwei Platten der anderen Seite ein, wobei der vordere Rand unter den hinteren Rand der voraufgehenden, andersseitigen Platte zu liegen kommt.

Die Kiemenstäbe sind von abgerundet dreieckigem Querschnitte; die eine der Dreiecksflächen ist gegen das Atrium hin gewendet. Sie zeigen, je nach den Haupt- oder Zungenbogen, gewisse Verschiedenheiten. Die im ersteren gelegenen Hauptstäbe sind etwas dicker und gabeln sich am unteren Ende, in den Endostylarplatten; die Zungenstäbe enden dagegen hier ungeteilt. Am oberen Ende verhalten sich beide gleich, da jeder Stab sich in zwei Aeste auflöst, die mit den benachbarten direkt zusammenhängen; doch wird der vordere Ast der Hauptstäbe durch ein kurzes bogenartiges Stück verstärkt (Bügel, Spengel). Derart entsteht ein System verbindender Bogenstücke zwischen den einzelnen Stäben (Stabarkaden), deren umgebende Faserlage, ebenso wie Septen und Flügel, direkt mit dem

axialen Bindegewebe zusammenhängen. Ein Unterschied von Haupt- und Zungenstäben ergiebt sich noch daraus, dass an der Synaptikelbildung nur die Hauptstäbe sich beteiligen.

Seiner Struktur nach besteht jeder Kiemenstab aus zwei Hälften, welche im Bereiche des eingeschlossenen Blutgefässes (siehe weiter oben) von einander abstehen, aussen und innen jedoch dicht aneinander schliessen. Dorsal löst sich jeder Stab in beide Hälften auf, welche die Arkadenstäbe bilden; ventral gilt das gleiche nur für die Hauptstäbe, deren Hälften in den Gabelzinken gesondert vorliegen. Die Synaptikelstäbe sind Verbindungen zweier einander zugewandten Hälften benachbarter Hauptstäbe und als solche einfache Gebilde, welche auch eines eingelagerten Gefässes entbehren. Jede Stabhälfte zeigt einen geschichteten, längsfaserigen Bau und stellt eine eigenartige Differenzierung der Bindesubstanz dar, ist auch von der umschliessenden Faserlage, vor allem in den Endostylarplatten, nur unscharf gesondert. Indessen ist ihr färberisches Verhalten doch wesentlich abweichend von dem der Faserlage. Eisenhämatoxylin schwärzt sie intensiv und Pikrinsäure färbt sie gelb (Joseph). Gleichgeartetes Gewebe findet sich beim *Amphioxus* noch als Scheide um das chordaähnliche Achsengewebe der Mundtentakeln, ferner in den Velumzacken (Joseph).

Blutgefässe und Blutflüssigkeit.

Von Arterien unterscheiden wir in der Kiemenregion folgende. Unmittelbar unter der Chorda und zu Seiten der Epibranchialfurche verlaufen die Aortenwurzeln, welche sich in der Mitteldarmregion zur unpaaren Aorta vereinigen. Von ihnen gehen in segmentaler Folge Arterien (A. Schneider) ab (A. episomales oder metamericae parietales Burchardt), von denen dorsale und ventrale ausgebildet sind. Die dorsalen (superiores) sind in den Segmenten der Kiemenregion jederseits paarig, in den Segmenten der Mitteldarmregion unpaar; die ventralen (inferiores) sind überall unpaar (Burchardt). Der eine (innere) Ast einer A. superior löst sich unter der Chorda in Kapillaren auf und sendet auch einen Ast zur andersseitigen Wurzel. Der andere (äussere) Ast steigt neben der Chorda, zwischen der perichordalen und Rindenlage, empor, verläuft dann in der Höhe des oberen Chordarandes zum rückwärtigen benachbarten Septum, durchbohrt hier die Rindenlage und zieht an der hinteren Septumfläche aufwärts. Spezieller Ort des Verlaufs ist die homogene Lage der Gabeln, in der sie blind endende Zweige abgeben; weiter dorsal finden sie sich an der Basis der hinteren Flügel und scheinen hier, bei deren Ausbreitung oberhalb des Muskelsegments, gegen aussen zu umzubiegen und blind zu enden.

Die A. episomales inferiores verlaufen in der perihyposomalen Lamelle, an der Ansatzstelle der Septen, neben den aufsteigenden visceralen Nerven, nach abwärts und senden ein Seitengefäss (A. genitalis) zur Gonade, während Zweige in die Septen eindringen dürften.

Die Leberarterien zweigen sich von den Cölomgefässen der Kiemenbogen, entsprechend den Querkanälen des Cöloms (siehe Uebersicht), ab und münden in die Lebervene (siehe unten) ein. Direkt in die Aortenbogen eingeschaltet sind die Nierenarterien. Bevor

aber auf diese und die Aortenbogen selbst eingegangen werden kann, ist es nötig, die Venen zu betrachten.

In der Region des Mitteldarmes findet sich ein plexusartiger Venenstamm unter dem Darm (Subintestinalvene), welcher mit der Aorta durch Schlingen verbunden ist. Die Subintestinalvene mündet an der Grenze zum Kiemendarm, dort wo sich das Leberrohr rechtsseitig abzweigt, in einen mächtigen Gefässplexus ein, welcher sich auf der Rückenseite der Leber ausbreitet und hier die Leberarterien aufnimmt. Dieser Plexus (sog. Lebervene) ist Pfortader und Lebervene zugleich; Aeste desselben umspinnen das Leberrohr auf allen Seiten. Die Ursprungsstelle der Lebervene bezeichnet den Ort, wo ein Herz, dass bei *Amphioxus* völlig fehlt, zu suchen wäre. Hier entspringt auch der Truncus arteriosus (Subbranchialgefäss), der im Endostylcölom, und zwar bruchsackartig am visceralen Blatt desselben aufgehängt, verläuft. Ferner münden am Herzpunkt, wie wir den Sammelpunkt der Hauptvenen nennen können, paarige mächtige Gefässe ein, die von der perihyposomalen Lamelle herkommen, nur von dieser und dem Atrialepithel überkleidet sind, und die Lateralvenen der Gonaden, in denen sich das episomale venöse Blut sammelt (siehe bei Gonade) mit dem Venencentrum verbinden. Diese Venae communicantes (Burchardt) sind den Ductus Cuvieri der Vertebraten zu vergleichen; die Lateralvenen wären dementsprechend auch als Kardinalvenen zu bezeichnen.

Vom Truncus arteriosus aus entspringen die Aortenbogen in komplizierter Weise. Es zweigen sich, branchiosegmental, und zwar zwischen den Endostylarplatten, seitliche Gefässe ab, welche unmittelbar neben dem Truncus Erweiterungen (Bulbilli) zeigen. Diese Bulbilli liegen frei im Cölom, nur von einer Fortsetzung des visceralen Blattes eingehüllt. Aus ihnen entspringen die Cölomgefässe der Hauptbogen, welche im parietalen Bindegewebe unter dem Atrialepithel verlaufen, ferner auch die Aussengefässe der Hauptbogen (siehe bei visceralem Bindegewebe). Direkt vom Subbranchialgefässe zweigen aber noch unpaare dorsale Gefässe ab, die zwischen den Endostylplatten zu einem Längsgefäss oberhalb der Platten und unter der Grenzlamelle der Hypobranchialfurche emporsteigen. Aus diesem Längsgefässe entspringen weitere Gefässe der Kiemenbogen und zwar die engen Gefässe, die in den Hauptbogen an der Gabelungsstelle der Septen (Innengefässe) verlaufen.

Die in den Zungenbogen gelegenen Aussen- und Innengefässe stehen nicht mit den Gefässen des Endostyls in Zusammenhang; sie erhalten ihr Blut durch Gefässe, welche in den Synaptikeln, neben dem Skeletstab verlaufend, die Cölomgefässe der Hauptbogen mit den Aussengefässen der Zungenbogen verbinden. Von dem Aussengefäss aus wird wiederum das Innengefäss des Zungenbogens durch eine Kommissur, nahe dem ventralen Ende des Bogens, gespeist (Spengel).

Alle die genannten 5 Gefässe der Kiemenbogen, und zwar das Cölomgefäss der Hauptbogen, sowie die Stab- und Innengefässe der Haupt- und Zungenbogen, repräsentieren einen Aortenbogen, der dorsal in einen Radix Aortae einmündet und in seinem Verlaufe eine Leberarterie, vom Cölomgefäss aus, abgiebt, sowie die innigsten Beziehungen zu den Nierenkanälchen zeigt. Diese Beziehungen sind am besten an Material, das in vivo mit Karmin gefüttert wurde, zu studieren (Boveri). Das Cölomgefäss repräsentiert auch das Vas afferens

eines in der Höhe der Nierenkanälchen flach ausgebreiteten Kapillargeflechts (Glomerulus), das sich im Bindegewebe der Kiemenarkaden zu zwei abführenden Gefässen (Vasa efferentia) sammelt, die, entsprechend Haupt- und Zungenbogen, neben der Epibranchialfurche zur Aortenwurzel emporsteigen und in diese einmünden. Die Glomeruli stehen am oberen Rande, wo die Vasa efferentia entspringen, nicht selten untereinander in Zusammenhang. Von den übrigen Bogengefässen beteiligen sich nur die Aussengefässe der Zungenbogen an der Glomerulusbildung; die übrigen vereinigen sich mit den Vasa efferentia und zwar die Innengefässe näher an der Aorta, am Innenrande der Arkaden, die Aussengefässe der Hauptbogen am Aussenrande der Arkaden, nahe an der Glomerulusgrenze.

Die histologische Beschaffenheit der Blutgefässe ist eine äusserst einfache. Die Gefässe werden von einem zarten Endothel ausgekleidet, das sich am deutlichsten durch seine platten Kerne markiert. Besondere Strukturen sind in den membranartigen Zellen nicht sicher zu erkennen; diese gleichen durchaus den Zellen der cölaren Endothelien und sind wohl auch von diesen direkt abzuleiten. Eine Muskelhaut ist nur am Truncus arteriosus und an den Bulbilli vorhanden. Man erkennt hier unter dem peritonealen Endothel bei Eisenhämatoxylinschwärzung Ringfasern von der gleichen Beschaffenheit wie sie bei glatter Muskulatur beschrieben wurden. — Im Innern der Gefässe findet sich reichlich ein feinkörniges Blutgerinnsel.

Niere.

Die Niere (Vorniere) besteht aus branchiosegmental verteilten kurzen Kanälchen (Fig. 572), welche das subchordale Cölom mit dem Atrium, und zwar an den höchsten Punkten der bei Uebersicht besprochenen Atriumnischen, verbinden. Der Nephroporus ist immer nur in der Einzahl vorhanden, rund begrenzt und eng. Dagegen zieht sich das nephrostomale Ende des Kanälchens, in longitudinaler Richtung, in einen langen Bogen aus, an welchem verschiedene Mündungen, etwa deren 5, in die Leibeshöhle sich öffnen (Boveri). Das Kanälchen selbst verläuft im Bindegewebe; es wird gegen die Leibeshöhle hin von einer sehr dünnen Faserlage und vom peritonealen Endothele überzogen. Letzteres geht an den Mündungen direkt in das Nierenepithel (Fig. 573) über; die ganz neuerdings von Goodrich gemachte Angabe, dass keine Nephrostomen vorhanden seien, die Kanäle vielmehr proximal blind enden und vom peritonealen Endothel überzogen seien, konnten an eigenen Präparaten nicht bestätigt werden, vielmehr sind die Boveri'schen Befunde in etwas modifizierter Form aufrecht zu erhalten. Die formale Ausbildung der Nephrostomen gestaltet sich folgendermaassen. Die mediale Wand eines Nephrostoms geht direkt über in das dorsal von der Mündung gelegene peritoneale Endothel, das in Form von Kragenzellen (Solenocyten, Goodrich) mit sehr langen und äusserst engen Kragen ausgebildet ist. Die laterale Wand schlägt sich in das ventral von der Mündung gelegene Endothel um. Weder ist eine die Mündung abschliessende Epithelschicht des Kanals, welche von den Kragenenden der Solenocyten durchsetzt werden soll (Goodrich), noch ein peritoneales Endothel ausserhalb der Kragen nachweisbar; die Nephrostomen können allerdings ziemlich eng ge-

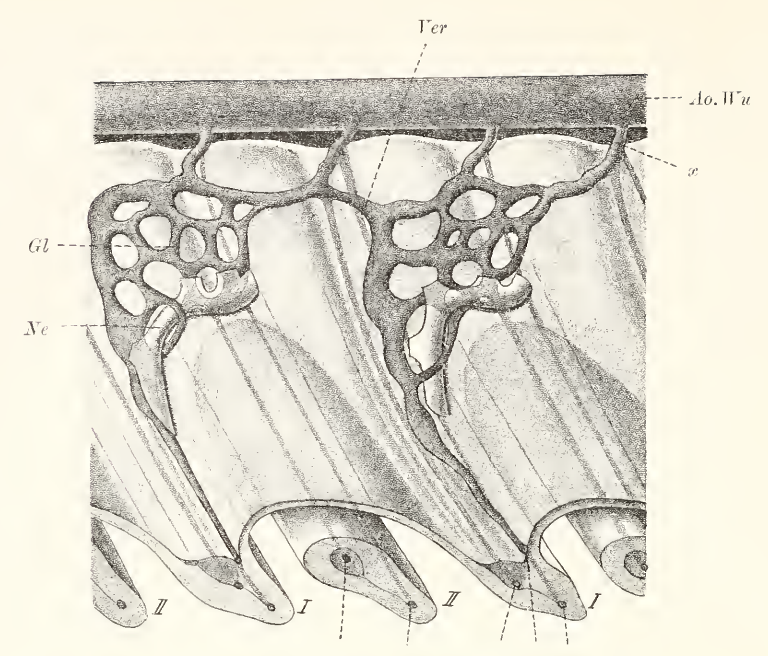


Fig. 572. *Amphioxus lanceolatus*, Gefässsystem der Kiemenbogen und Nierenkanäle. *Ne* Nierenkanal, mit vier Stomen, *I* Hauptbogen, *II* Zungenbogen, *J.*, *Cö.*, *Au.Ge* Innen-, Cölom-, Aussengefäss eines Hauptbogens. *J.*, $Au.Ge_1$ Innen-, Aussengefäss eines Zungenbogens, *Gl* Glomerulus, *Ver* Querverbindung der Aortenbogen, *x* vereinigte Bogengefässe, *Ao.Wu* Aortenwurzel. Nach BOVERI.

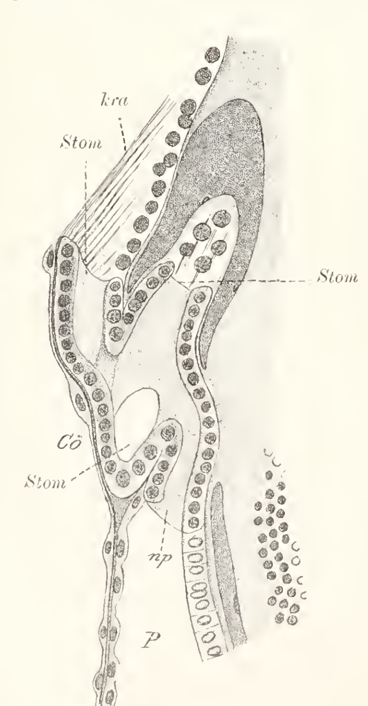


Fig. 573. *Amphioxus lanceolatus*, Nierenkanal *Stom* drei Nephrostomen, *np* Nephroporus, in Atrium (*P*) mündend, *Cö* subchordales Cölom, *kra* Kragen der sog. Fadenzellen. Nach BOVERI.

schlossen erscheinen, sind in anderen Fällen aber beträchtlich weit, wie es auch BOVERI darstellt.

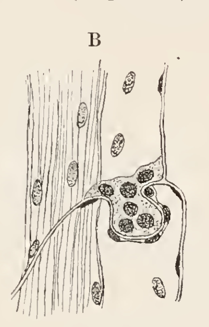
Zu jeder Mündung gehört ein flaches Büschel von Kragenzellen (sog. Fadenzellen bei BOVERI), deren kurzer gedrungener Körper verschiedene Form zeigen kann und den Kern, der etwas schmaler ist als in den Nierenzellen, enthält. Der Kragen entspringt von einem kurzen Zellhals und verläuft, einem Faden vergleichbar, zur lateralen Stomawand, an die er sich anlegt. Er ist um so länger, je weiter der Zellkörper vom Stoma sich entfernt (siehe die Figur); alle Kragen strahlen fächerartig auf das Stoma ein. Im Kragen verläuft eine lange Geissel, die distal frei hervorragt und in das Kanallumen hineinschlägt. Sie ist nur am lebenden Material durch ihre Bewegung sicher vom Kragen zu unterscheiden.

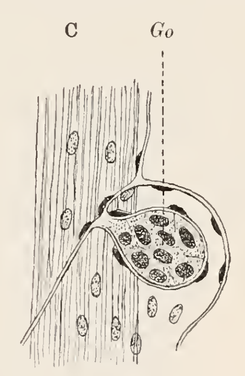
Die Nierenzellen sind kleine kubische Elemente mit runden Kernen und trübem Sarc, in welchem sich Exkretkörnchen vorfinden. Bei Fütterung mit carminsaurem Ammoniak wird dieses von den Nierenzellen aufgenommen (Boveri und Weiss). Jede Zelle trägt eine lange Geissel, die gegen den Nierenporus hin schlägt.

Gonaden.

Die Gonaden sind myosegmental verteilte Organe von plumper, fast würfelförmiger, Gestalt, die bruchsackartig vorgestülpt im Atrium liegen, mit der Aussenfläche an die Episomwand angeheftet, mit Vorder- und Hinterfläche die benachbarten Gonaden, mit der Innenfläche den Darm berührend. Sie sind von zwei episomalen Bindegewebsblättern eingeschlossen und ausserdem vom Atrialepithel überzogen. Um diese eigenartige Lagerungsweise zu verstehen ist es nötig die Entwickelungsgeschichte (Fig. 574) zu berücksichtigen (Boveri).







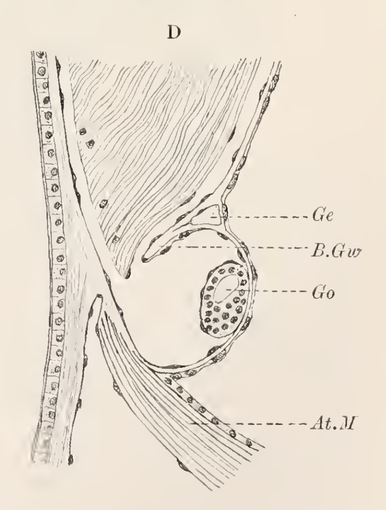


Fig. 574. *Amphioxus lanceolatus*, Gonadenentwicklung, nach Boveri. A zeigt die Keimzellen am Myoseptum in Angrenzung an die perihyposomale Lage des axialen Blattes. A—C Längsschnitte, D ältestes Stadium quer. *Go* Gonade, *B.Gw* perihyposomale Lage, *At.M* Atrialmuskel, *Ge* Gefäss.

Die Gonade entsteht an ganz jungen Tieren von 4—12 mm Länge am ventralen Ursegmentrande, wo die perihyposomale Lamelle und das Cutisblatt ineinander übergehen, durch Vermehrung der endothelial gelegenen Urgenitalzellen, die sich wahrscheinlich von der grossen Grenzzelle der Larven (Hatschek) ableiten. Vom 10. bis zum 36. Muskelsegment treten Gruppen von Genitalzellen am hinteren Rand der Myosepten auf, die beim Heranwachsen in das vor den Septen gelegene Sklerocöl einsinken, vom Septum überkleidet. Beim fortschreitenden Wachstum sinkt die Gonade auch in das Atrium ein und stülpt dabei die perihyposomale Lamelle und das atriale Epithel vor sich her. Später verschliesst sich die Durch-

bruchstelle soweit es den septalen Ueberzug und die Lamelle anlangt, und wir finden an der Anheftungsstelle der Gonade deren äusseres, von der perihyposomalen Lamelle stammendes, Blatt in inniger Verwachsung mit dieser Lamelle selbst. Die Gonade liegt in einem abgeschlossenen Cölarraum (Gonocöl), der sich vom Sklerocöl ableitet.

Die Genitalarterien gelangen durch das äussere Blatt vom Rumpfe aus auf die Gonade; sie verteilen sich an dieser, nachdem sie in das innere Blatt übergetreten sind. Als Vene ist ein grosses Gefäss zu bezeichnen, das in mittlerer Höhe der Gonade an deren Innenfläche longitudinal und zwar im äusseren Blatte verläuft und von einer Gonade direkt zur nächsten übertritt, also hier frei das Atrium durchsetzt, jedoch vom Atrialepithel und der zugehörigen Bindegewebslage überzogen. Diese Vene begiebt sich an der Uebergangsstelle von Kiemen- und Mitteldarm zur Rumpfwand und bildet eine Vena communicans (siehe bei Blutgefässen). Da sie nicht allein das venöse Blut der Gonaden, sondern jedenfalls auch das des Episoma aufnimmt, so wird sie indifferent als Lateralvene bezeichnet.

Die eigentliche Gonade, von denen hier nur die männlichen berücksichtigt werden, stellt einen einheitlichen Raum vor, der dicht mit Genitalzellen erfüllt ist. Die Gonade zeigt aussen relativ grosse Urgenitalzellen, überdeckt von den kleineren Spermogonien und Muttersamen, die in grosser Menge vorliegen; ferner die Spermien selbst in verschiedenen Entwickelungsstufen, welche den Innenraum der Gonade erfüllen und ihre Schwänze centralwärts wenden. Genauer kann hier nicht auf die Samenbildung eingegangen werden.

XXIV. Vertebrata. A. Cyclostomata.

Larve von *Petromyzon planeri* Bl (*Ammocoetes* Cuv).

Uebersicht.

Zur Betrachtung kommt der Querschnitt (Fig. 575) durch die Region des Dünndarms. Er hat elliptische Form, mit aufrecht stehendem längerem Durchmesser; ein dorsaler und ventraler Flossensaum sind nur schwach angedeutet. Aussen liegt das dicke, mehrschichtige Epiderm; das Centrum des Schnitts, ein wenig dorsalwärts verschoben, bildet die kreisrunde, umfangreiche Chorda, an der ein inneres blasiges Gewebe (Chordazellen) und die dicke Chordascheide sofort auffallen. Über der Chorda liegt im bindegewebigen Längsseptum des Körpers das bandartig abgeplattete Rückenmark; zu beiden Seiten erstreckt sich ein mächtiger Längsmuskel (Seitenstammmuskel), der mit dem der anderen Seite dorsal und ventral zusammenstösst. Die genannten Teile, mitsamt dem in Umgebung der Muskeln und unter dem Epiderm entwickelten Bindegewebe, stellen das Episoma dar, dem gegenüber das von Darm, Niere, Gonade und Cölomblättern gebildete Hyposoma an Dimensionen stark zurücktritt. Das Episoma zeigt eine höhere Differenzierung als bei *Amphioxus*, insofern als hier sowohl Myocöls als auch Sklerocöls fehlen. Die entsprechenden Regionen sind von

lockerem Bindegewebe erfüllt, in dem die Gefässe und Nerven verlaufen.

Die Muskulatur zeigt jederseits die Anschnitte mehrerer (6) Segmente, die als schmale Streifen nebeneinander gelegen sind. Diese

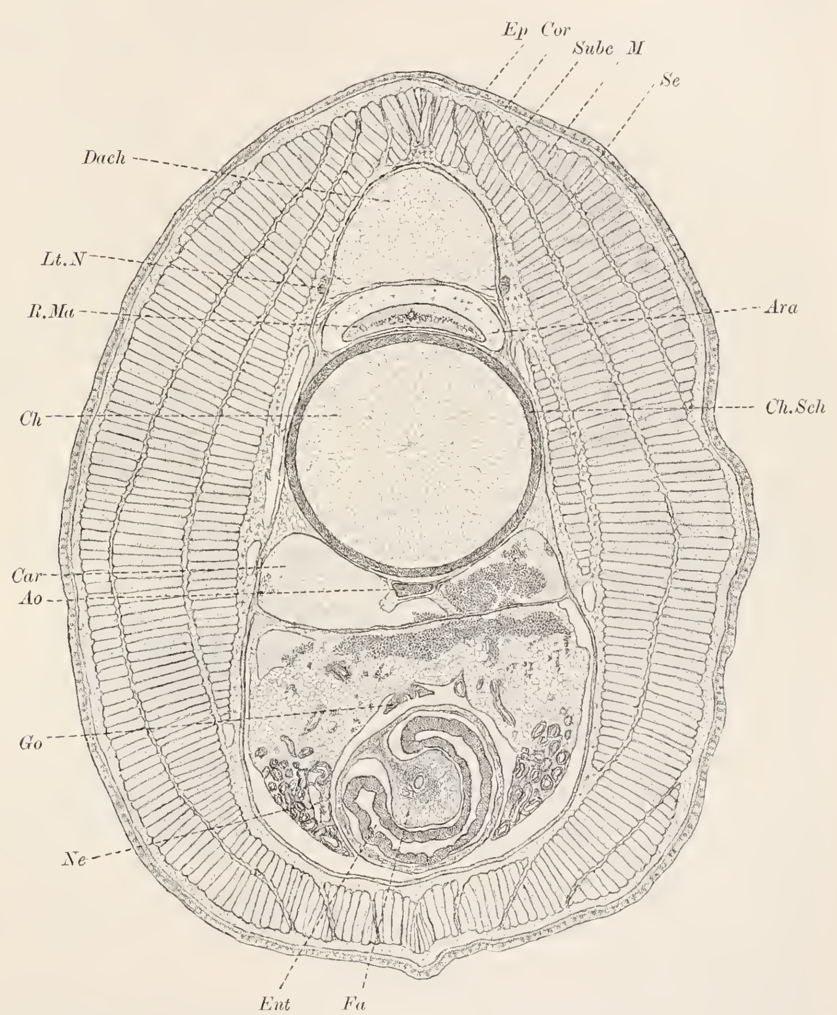


Fig. 575. *Ammocoetes*, quer. *Ep* Epiderm, *Cor* Corium, *Subc* subcutanes Bindegewebe, *M* Seitenstammmuskel, *Se* Myosepten, *Dach* Dachraum, *R.Ma* Rückenmark, *Ara* Arachnoidea, *Lt.N* Lateralnerv, *Ch* Chorda, *Ch.Sch* Chordascheide, *Ao* Aorta, *Car* Cardinalvene, *Go* Gonade, *Ne* Niere, *Ent* Enteron des Mitteldarms, *Fa* Längsfalte.

eigentümliche Anordnung erklärt sich aus sehr schräger Stellung der Myosepten, welche die Segmente von einander trennen, in der Richtung von vorn innen gegen hinten aussen; die Segmente stecken wie Düten in einander. Zugleich hat jedes Segment in dorsoventraler Richtung einen geknickten Verlauf. Dorsales und ventrales Ende, sowie die Mitte, liegen ungefähr in einer senkrechten Linie, vor welche die Zwischenregionen mit stumpfen Winkeln vorspringen. So

erklärt sich z. B. das Bild der rechten Seite in der Figur, wo das am weitesten aussen gelegene Segment oben und unten, das innerste sogar dreimal: neben der Chorda, ganz dorsal und ventral, angeschnitten ist. Im einzelnen unterscheidet man an jedem Segment eine Reihe übereinander gelegener, gegen die Chorda radial einstrahlender Muskelbänder, die durch zarte Fascien getrennt sind.

Das dermale Bindegewebe besteht aus der kräftigen, straffaserigen Lederhaut (Corium, eigentliche Cutis), welche in gleichbleibender Dicke den ganzen Schnitt umspannt, und aus dem etwas mächtigeren, lockeren subkutanen Bindegewebe (Unterhautbindegewebe), das im Längsseptum, sowie in den Myosepten, mit dem axialen Bindegewebe, von dem es sich ontogenetisch ableitet (?), zusammenhängt. Das axiale Bindegewebe ist im Umkreis der dicken Chordascheide nur schwach entwickelt; eine perichordale Lage ist kaum angedeutet. In Umgebung des Rückenmarks bildet es drei Häute: die innen gelegene zarte Pia mater, die mittlere, lockere Arachnoidea und die äussere, derbe Dura mater; alle drei sind der perimedullaren Lage des *Amphioxus* vergleichbar. Über dem Marke liegt ein locker struierter Dachraum, umgeben von einer derben Faserlage, die sich ventralwärts neben Mark und Chorda fortsetzt und der Rindenlage des *Amphioxus* verglichen werden kann. Diese Rindenlage geht über in eine perihyposomale Lamelle, welche das gesamte Hyposoma umgiebt. An der Ursprungsstelle derselben unterhalb der Chorda ist das Septum beiderseits zwickelartig verdickt und zeigt als Grenze zum hyposomalen (parietalen) Bindegewebe Faserzüge, welche sich über Aorta und Cardinalvenen ausspannen und in die perihyposomale Lamelle eingehen.

Ausserhalb der Rindenlage des axialen Gewebes liegt lockeres, vorwiegend zelliges, Bindegewebe, untermischt mit Faserbündeln, das sich in die Myosepten fortsetzt und durch diese mit dem subkutanen Gewebe zusammenhängt. Man kann es als periaxiales Bindegewebe unterscheiden; es repräsentiert phylogenetisch eine Ausfüllung des Sklerocöls von *Amphioxus*, ebenso wie das subkutane Gewebe als Ausfüllung des Myocöls aufzufassen ist. — Die über dem Dachraum gelegene Region des Längsseptums, die mit dem subkutanen Bindegewebe der Rückenflosse zusammenhängt, ist in der hier geschilderten Region äusserst schmal, septenartig, entwickelt. Sie erscheint dagegen stark verbreitert im Bereich der Schwanzflosse, wo auch Knorpelstücke (Flossenknorpel) in sie eingelagert sind. Auf diese Knorpel wird hier nicht eingegangen.

Das bandartige Rückenmark zeigt einen engen Centralkanal und zu beiden Seiten davon die gleichfalls bandartig ausgebildete graue Substanz, allseitig umgeben von der mächtigeren weissen. Dorsale und ventrale Wurzeln sind sehr unscheinbar und entspringen weit auswärts an der Rücken- und Bauchfläche des Markes. Sie durchsetzen die Markhäute und vereinigen sich ausserhalb derselben zu den mächtigen Spinalganglien. Neben dem Dachraum fällt jederseits der Nervus lateralis auf.

Unterhalb des perichordalen Bindegewebes liegen an der Grenze von Epi- und Hyposoma, ins parietale Bindegewebe eingebettet, die medial verlaufende Aorta und beiderseits davon die paarigen Kardinalvenen, die untereinander anastomosieren. Unter diesen spannt sich ein dünnes faseriges Querseptum im parietalen

Bindegewebe aus, das von der oberen Gefässregion die Nierenregion trennt. Das parietale Blatt des Hyposoma ist lateral und ventral äusserst zart, dorsal dagegen zu paarigen mächtigen Wülsten verdickt, die beiderseits vom Darm keilförmig tief in die Leibeshöhle vorspringen und diese einengen (Nierenwülste). In den Wülsten liegen die segmental geordneten Urnierenkanälchen. Ganz ventral, an der Schneide jedes Keils, verläuft der gemeinschaftliche ausführende oder Wolff'sche Gang; über ihm liegen die Malpighi'schen Körperchen und lateral sowie oberhalb von diesen die gewundenen Kanäle, die an den Malpighi'schen Körperchen beginnen und in den Wolff'schen Gang einmünden. — Zwischen beiden Urnieren springt vom parietalen Blatte noch eine flache Falte vor, die unpaare Gonadenanlage.

Ebenfalls zwischen den Nierenfalten, frei in der Leibeshöhle, liegt der Mitteldarm. Man unterscheidet an ihm aussen das viscerale Blatt, das einseitig zur mächtigen, ganz vorn dorsal, später ventral gelegenen, Längsfalte verdickt ist, und im Innern das Enteroderm, das, entsprechend der Ausbildung der Falte, tief eingebuchtet ist, und derart eine doppelwandige Rinne bildet. In der Falte fällt eine kräftige Arterie (A. mesenterica) auf, während opponiert dazu in der Darmwand die Pfortader gelegen ist.

Epiderm.

Das Epiderm (Fig. 576) ist mehrschichtig; zu unterscheiden sind eine Basalschicht, welche den Bildungsherd des Epithels darstellt,

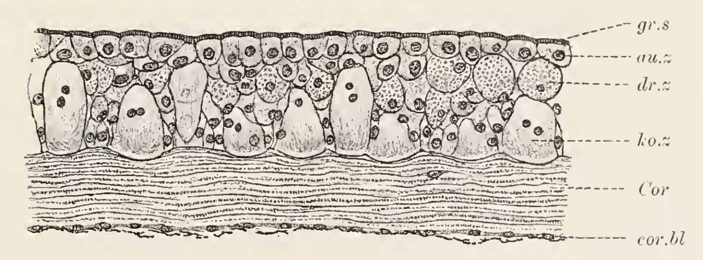


Fig. 576. *Ammocoetes*, Epiderm und Corium. *au.z* Aussenzellen mit Grenzsaum (*gr.s*), *dr.z* Eiweisszellen, *ko.z* Kolbenzellen, *Cor* Corium, *cor.bl* Corioblasten.

eine Aussenschicht, in der die Zellen am regelmässigsten gestaltet sind, und eine mehrschichtige Mittellage mit weniger regelmässig angeordneten Zellen. Zur Basalschicht gehören grosse kolbenförmige Elemente (Kolbenzellen), die sich auch durch die Mittellage hindurch erstrecken; in letzterer liegen Drüsenzellen (Eiweisszellen), die mit einem oder mehreren Fortsätzen die Basalschicht bis zur Cutis durchsetzen sollen; sie münden nicht nach aussen aus. Die Zellen sind durch Intercellularlücken von einander getrennt, verbinden sich aber durch feine fädige Brücken miteinander. Oft erkennt man die Brücken nicht und die Zellgrenzen erscheinen dann durch deutliche oder zu welligen schwarzen Linien verflossene Körnerreihen (Eisenhämatoxylinfärbung) markiert. In den Intercellularräumen kommen gelegentlich Lymphzellen zur Beobachtung; es liegen hier ferner die durch die Golgi-Methode darstellbaren Nervenfaserendigungen.

Deckzellen. In allen Deckzellen (Fig. 577) lässt sich mehr oder weniger leicht ein zartes fädiges Gerüst erkennen, besonders deutlich im distalen Bereich der Aussenzellen und basal in den Basalzellen, wo der Verlauf der Fäden ein starrer, aufrechter ist. Die Fäden scheinen zum Teil, so vor allem an den oberen und unteren Grenzflächen der Zellen in die Brücken auszulaufen; doch konnte an den Seitenflächen mit Sicherheit beobachtet werden, dass die Brücken rechtwinklig zu den Fäden orientiert sind. Sie würden in letzterem Falle den Brücken entsprechen, wie sie in einschichtigen Epithelien so vielfach, vor allem bei Vertebraten (siehe bei Darm der Amphibien u. a.), sich zwischen parallelen peripheren Fäden zweier aneinander stossenden Zellen ausspannen und als Bildungsprodukt der den Fäden eingelagerten Desmochondren (primäre Brücken) zu deuten sind. Sollte ein Auslaufen der Fäden selbst in Brücken lokal wirklich vorkommen, wie es in Hinsicht auf die Mehrschichtigkeit des Epithels wahrscheinlich ist, so würden auch sekundäre Brücken vorhanden sein (siehe darüber Näheres bei den Säugern, die für die genaue Untersuchung am günstigsten sind).

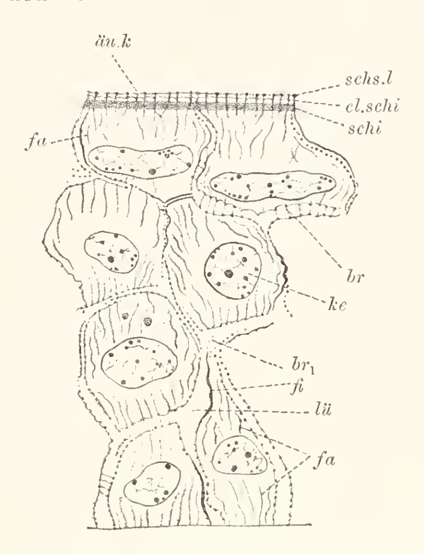


Fig. 577. *Ammocoetes* jung, Epiderm. *ke* Kern, *fa* Sarefäden, *fi* Stützfibrillen, *br* Brücken, br_1 desgl. quer getroffen, *lü* Intercellularlücke, erweitert, *äu.k* äussere Körner, *schs.l* Schlussleiste, *el.schi* Elementarschicht, *schi* Schicht des Grenzsaumes.

Wo der Verband zweier Zellen, wie man es an Präparaten häufig beobachtet, gelöst ist, sind die Brücken eingezogen und man gewahrt deutliche Körnchen, die leicht über die Zellgrenze vorspringen und derart zackige Konturen (Langerhans) erzeugen. Oft erscheinen bei dichter Lagerung der Körner die Fäden an geschwärzten Präparaten fibrillenartig ausgebildet und treten in leicht gewundenem Verlaufe scharf hervor (siehe solche Beispiele an der Figur). Diese Fibrillen könnten übrigens auch mehreren verklebten Fäden entsprechen.

In den Aussenzellen sind die Fäden im distalen Zelldrittel sehr regelmässig senkrecht gestellt (Fig. 576) und werden hier von einer eosinophilen Kittsubstanz zu Alveolenwandungen verbunden, so dass sich ein gestrichelter Grenzsaum, entsprechend dem von *Amphioxus*, aber viel schärfer ausgeprägt, ergiebt (sog. Pseudocuticula), der sich kräftig vom übrigen lockeren Sarc abhebt. Innerhalb der schmalen Alveolen liegt eine helle Zwischensubstanz, die aber nicht distal nach aussen ausmündet (Wolff), sondern durch eine zarte, chemisch abweichend sich verhaltende, Limitans begrenzt ist. An jüngeren Tieren (Fig. 577) liess sich die Entstehung der Alveolenwandungen studieren. Die Fäden waren distal durch feine, von Desmochondren entspringende, Brücken verbunden; in den tieferen Schichten des Grenzsaumes waren dagegen weder Brücken noch Körnchen mehr unterscheidbar, sondern schon die geschlossenen Wan-

dungen vorliegend. Letztere leiten sich daher jedenfalls von Brücken, unter Beteiligung einer Kittsubstanz, ab. Auch die Limitans zeigt zunächst körnige Beschaffenheit; jedem Faden entspricht ein Korn (Desmochonder). Schlussleisten sind am Ende der Intercellularlücken und im Niveau der Limitans, wenig gegen unten vorspringend, nachweisbar; sie wurden wohl schon von Wolff gesehen.

Körner sind im Sarc aller Deckzellen nur spärlich vorhanden. Die Form der Zellen ist im einzelnen folgende. Sie ist in der Basalschicht eine kurz cylindrische, in den mittleren Schichten rundlich, in der Aussenschicht kubisch oder etwas flacher; in der Schicht unmittelbar über der Basalschicht erscheinen die Zellen basal zipfelartig ausgezogen. Die Kerne sind im allgemeinen von runder Form. Sie enthalten mässig viel Nucleom; ein Nucleolus ist meist leicht zu unterscheiden.

Eiweisszellen. Die eosinophilen Drüsenzellen sind von fast rein kugliger Form, ziehen sich jedoch basal in einen oder ein paar feine Fortsätze aus, welche die Cutis erreichen sollen. Sie enthalten ein zartes netziges Gerüst und in dessen Maschen eingelagert eine grosse Menge von runden Sekretkörnern von verschiedener Grösse. Nur die grösseren, reifen Körner sind eosinophil, die kleinen, jungen färben sich mit Toluoidin blau. Der Kern liegt central oder wenig basalwärts verschoben, ist rund und denen der Deckzellen ähnlich gebaut. Eine geschlossene Zellmembran ist nicht zu unterscheiden; wahrscheinlich findet sich ein peripheres fädiges Gitter, wie an den entsprechenden Zellen der Salamanderlarve (siehe dort). Die Teilnahme der Drüsenzellen an den Intercellularbrücken ist nicht sicher nachzuweisen.

Kolbenzellen (Fig. 578). Die Kolbenzellen sind grosse Elemente von meist cylindrischer, gegen das distale Drittel hin leicht geschwellter, Form. Basal erscheinen sie gelegentlich stark fussartig eingezogen; sie springen mit schmaler oder breiter Fläche ein wenig gegen die Cutis vor. Distal enden sie abgerundet. Sie enthalten stets 2 kleine Kerne im distalen Drittel, selten tiefer, die meist dicht beisammen gelegen sind. In der Achsenlinie der Zelle findet sich ein durchlaufender zarter Streifen, der meist in locker geordnete Körnerbrocken aufgelöst erscheint. An günstigen Präparaten lässt sich nachweisen, dass er aus einer oder aus einem Paar, bei Eisenhämatoxylinfärbung schwarzer, Fibrillen in eng spiraler Aufwindung besteht, die im distalen Zelldrittel undeutlich werden. Der Form nach sind die Fibrillen zweifellos Neurofibrillen, so dass also die Kolbenzellen als Sinneszellen aufzufassen wären. Ob eine Verbindung der Zellen mit Nervenfasern vorliegt, bleibt unbekannt; Pogojeff nimmt für *Petromyzon* den Zusammenhang an, obgleich er die Neurofibrillen, die Kapelkin erkannte, nicht auffand. An den Eisenhämatoxylinpräparaten ist die Basis der Kolbenzellen immer so intensiv geschwärzt, dass die Neurofibrille hier nicht weiter verfolgt werden kann.

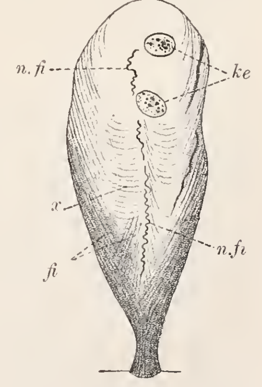


Fig. 578. *Ammocoetes*, Kolbenzelle. *ke* Kerne, *n.fi* Neurofibrille, *fi* Stützfibrillen, *x* Schichtlinien.

Das übrige Sarc bildet eine dichte, mit Eosin färbbare, Masse, die konzentrisch geschichtet ist und aus Systemen dünner Schalen besteht, die die Zelle längs durchziehen und zwischen sich, in der Zellachse, die Neurofibrillen und die Kerne fassen. Die Schalen erreichen das Kolbenende nicht, sondern verstreichen, indem sie distalwärts leicht divergieren, an den Seiten der Zelle. Der distale mittlere Zellabschnitt erscheint demnach ganz hell, vor allem wenn auch die Kerne weiter basalwärts gelagert sind und Körner nicht hervortreten. Eine genaue Untersuchung zeigt, dass die konzentrischen Schichtlinien von Fibrillen vorgetäuscht werden. Die Fibrillen beginnen an der basalen Fläche und steigen, in starker Windung den axialen Bereich umziehend, in der Zelle empor, wobei verschiedene Gruppen von Fibrillen in verschiedener Richtung gewunden verlaufen. Sie verstreichen nach und nach alle an der Wand der Zelle. Im basalen Bereiche liegen die Fibrillen am dichtesten und daher wird mit Eisenhämatoxylin, welches sie sichtbar macht, das basale Zellende besonders intensiv geschwärzt. Bei anderen Tinktionsmethoden erkennt man ganz basal eine dünne Platte, die gegen die Cutis leicht konvex gewölbt vorspringt und sich vom übrigen Sarc abweichend färbt.

Freie Nervenendigungen. Durch die Golgi-Methode (Retzius), lassen sich im Epiderm Nervenfasern nachweisen, die in freie Endverästelungen auslaufen. Die Fasern treten einzeln oder in Bündeln durch das Corium in das Epiderm ein, biegen an dessen Basis zunächst in tangentialen Verlauf um, sich dabei häufig teilend, und steigen dann in den Intercellularlücken bis gegen die Peripherie empor, in deren Nähe sie unter mehr oder weniger reicher Verästelung, ohne Anschwellung, enden. Manche Zweige enden schon in den tieferen Schichten des Epithels, andere verlaufen tangential oder sogar wieder basalwärts; Beziehungen zu den Kolbenzellen sind nicht zu konstatieren. Die Fasern stellen die receptorischen Fortsätze der Spinalganglienzellen vor.

Rückenmark.

Das Rückenmark (Fig. 579) von *Ammocoetes* hat, wie das aller Cyklostomen, eine auffallende abgeplattete Form. Es gleicht einem dicken flach liegenden Bande, welches leicht rinnenförmig gegen die Chorda hin gekrümmt ist, nach den Seiten zu allmählich dünner wird und mit abgerundeten Kanten abschliesst. Die dorsale Fläche ist etwas stärker gekrümmt als die ventrale. Der in der medialen Längsebene, nur wenig über der Mittellinie, gelegene Centralkanal ist eng und kreisrund. Er ist von grauer Substanz umgeben, die dorsal und ventral schwach entwickelt ist, sich dagegen seitwärts in Form schmaler Flügel bis fast über $^2/_3$ des Markdurchmessers auszieht. Dem Kanal liegen Stützzellen (sog. Ependymzellen) in radialer Anordnung an; in den Flügeln liegen Nervenzellen verschiedener Grösse und Gliazellen. Die weisse Substanz, welche die graue allseitig breit einschliesst, zeigt Gliazellen in Verlängerung der grauen Flügel und auch sonst in spärlicher Zahl verteilt. Unter den quergetroffenen Nervenfasern, welche die Hauptmasse der weissen Substanz bilden, fallen eine grössere Zahl Kolossalfasern auf, von denen zwei mächtige Gruppen rechts und links von der Medialebene unter der grauen Substanz, eine einzelne Faser

jederseits in Verlängerung der Flügel liegen. Mittelformen zwischen den dünnen und den Kolossalfasern sind überall verstreut. Von den Stützzellen, deren Fasern zur Peripherie ausstrahlen, wird am Central-

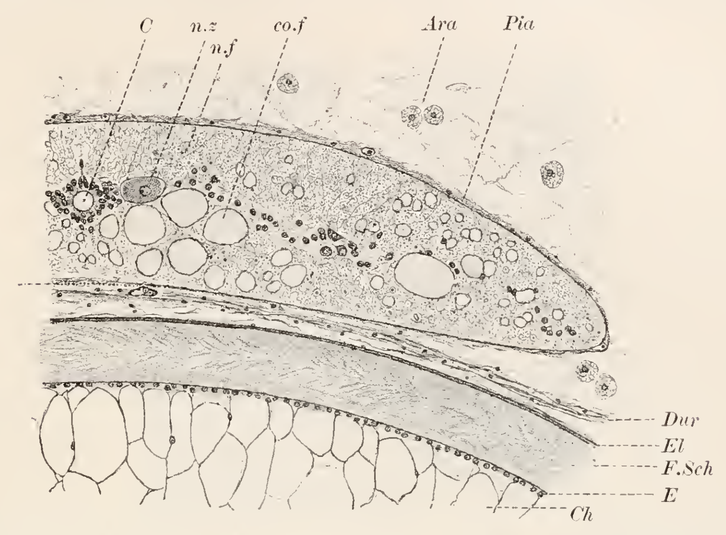


Fig. 579. *Ammocoetes*, Rückenmark und Chorda. *C* Centralkanal, *n.z* grosse Nervenzelle, *n.f* Nervenfaser, *co.f* Colossalfaser, *Pia* Pia Mater, *Ara* Arachnoidea, *Dur* Dura Mater, *Ch* Chorda, *E* Chordaepithel, *F.Sch* und *El* Faserlage und Elastica der Chordascheide.

kanal ein deutliches dorsales und ein weniger deutliches ventrales Septum gebildet.

Stützgewebe. Die Stützzellen (Fig. 580) zeigen einen cylindrischen oder schmal birnförmigen Zellleib, der abgestutzt am Centralkanal endet und sich basalwärts in eine lange Stützfaser auszieht, die an der Grenzlamelle inseriert. Es fällt meist schwer, den Zusammenhang der Faser mit dem Zellleib, infolge des gewundenen Verlaufs der Faser, festzustellen. Gewöhnlich beobachtet man längs des Zellleibs eine deutliche Fortsetzung derselben, während im oder am (?) Sarc noch andere feinere Fäden zu unterscheiden sind; alle gehen zweifellos basalwärts in die Faser über. Die Fäden sind an der Zelloberfläche kornartig geschwellt (Basalkörner) und laufen wohl in die Wimpern aus, die selten gut erhalten sind. Eine Cuticula ist nicht vorhanden (gegen Studnička). Der Kern ist von ovaler oder auch rundlicher Form oder seitlich abgeplattet und liegt in verschiedener Höhe, wie es sich aus den Formverhältnissen der Zellen ergiebt. In den dorsalen Zellen erscheint er auffallend schmal. Er enthält ziemlich viel Nucleom in gröberen Körnern am Gerüst verteilt. Ein kleiner Nucleolus scheint vorhanden zu sein. Im Sarc finden sich ziemlich regelmässig verschieden grosse, leicht sich schwärzende, Körner.

Die Stützzellen ordnen sich auf dem Querschnitt zu vier unscharf gesonderten Gruppen. Am kleinsten ist die dorsale Gruppe mit besonders schlanken Zellen, deren Kerne zum Teil ziemlich weit vom Centralkanal entfernt liegen. Die Fasern bilden, eng aneinander schliessend, das dorsale Septum. Zwei grosse Gruppen liegen lateral, die vierte ebenfalls ansehnliche und wenig scharf von den

lateralen gesonderte Gruppe liegt ventral (laterale und ventrale Gruppen). Die Fasern der lateralen Gruppen verlaufen zunächst bündelartig nebeneinander, divergieren dann in der grauen und weissen

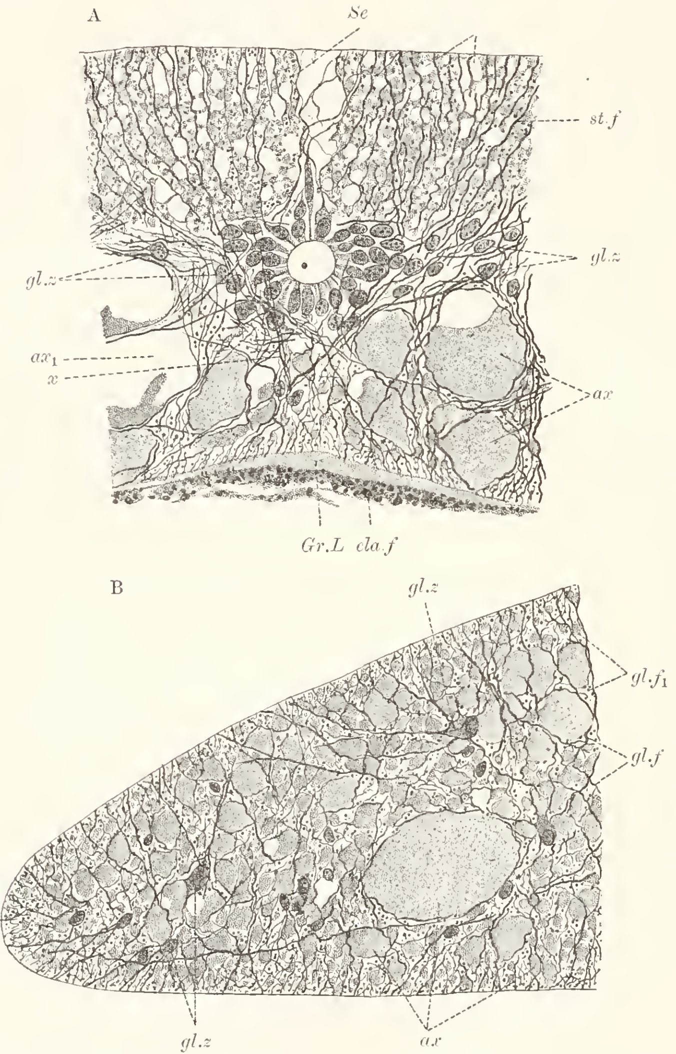


Fig. 580. *Ammocoetes,* Rückenmark zur Darstellung des Stützgewebes. A mittlere, B seitliche Partie. In A der Centralkanal, mit der Reissner'schen Faser, umgeben von Stützzellen, deren Fasern das dorsale Septum (*Se*) bilden oder schräg zur Peripherie verlaufen (*st.f*). *gl.z* Gliazellen (besonders schön in B), *gl.f* Gliafasern längs, $gl.f_1$ desgl. quer, *x* eine dicht am Epithel vorbeilaufende Gliafaser, *ax* Axone, ax_1 geschrumpfte Kolossalfaser, *Gr.L* und *cla.f* Grenzlamelle und elastische Fasern der Pia.

Substanz, wie es scheint, gegen die dorsale und ventrale Peripherie des Markes hin. Die Verfolgung dieser recht zarten Fasern fällt besonders schwer. Es ist möglich, dass manche Fasern weit in der grauen Substanz seitwärts laufen, um erst spät an die Peripherie zu treten; ihre zarte Beschaffenheit spricht für eine beträchtliche Längs-

erstreckung. Leichter verfolgt man die ventralen Fasern, obgleich auch sie ziemlich zart sind, in ihrem divergierenden Verlaufe zur ventralen mittleren Peripherie. Sie bilden zusammen ein lose entwickeltes ventrales Septum. — An der Grenzlamelle enden die Stützfasern mit kurzer gabelförmiger Teilung (Müller).

Deutlicher als die meisten Stützfasern treten die Gliafasern hervor. Sie verlaufen in der Hauptsache in schräger, dorsoventraler Richtung, die einen schräg von rechts nach links, die anderen schräg von links nach rechts. Sehr viele verlaufen auch schräg in der Längsrichtung, alle aber scheinen an der Peripherie zu enden (bei *Myxine* (E. Müller) auch vielfach an Gefässen des Marks, die bei *Ammocötes* fehlen). Einzelne Fasern verlaufen zwischen den Stützzellen dicht am Centralkanal vorbei. Die kleinen Zellkörper mit dunklen Kernen verteilen sich vorwiegend in mittlerer Markhöhe; einige liegen eng neben den Stützzellen und sind hier besser durch den Verlauf ihrer Fasern als durch ihre Form von diesen zu unterscheiden. Die Fasern, welche nicht selten fast schnurgerade schräg von der dorsalen zur ventralen Peripherie verlaufen, strahlen von verschiedenen Richtungen auf den Zellleib ein, ziehen an der Aussenseite des Sarcs entlang und treten hier in Fibrillenaustausch mit anderen Fasern. Jeder Gliakern bildet gewissermaassen das Centrum einer oft reich entwickelten starren Gliafaserstrahlung (Astrocyten), die in den seitlichen Markteilen charakteristisch hervortritt. Die Fasern selbst sind vielfach ziemlich kräftige Gebilde; sie verlaufen gestreckt oder leicht geschlängelt, und enden gleich den Stützfasern mit gabligem Fusse. Die Kerne haben meist runde, oft aber auch unregelmässige, Form, wie sie durch die dicht vorbeistreichenden Gliafasern bedingt ist.

Ob ein mesodermales Hüllgewebe (siehe bei Salamanderlarve und bei Säugern) vorhanden ist, konnte nicht festgestellt werden. Es finden sich indessen hie und da nahe der Peripherie einzelne kleine Kerne, deren Zugehörigkeit zu Gliazellen in Frage gezogen werden muss.

Nervengewebe. Die Nervenzellen verteilen sich in der grauen Substanz und sind an Grösse der Zellkörper wie der Kerne leicht zu erkennen. Vereinzelte Zellen kommen auch im ventralen Bereiche der weissen Substanz vor. Die Kerne haben immer runde Form und zeigen einen deutlichen Nucleolus. Die Zellen sind bi- oder multipolar; einzelne, die man hin und wieder jederseits auf dem Querschnitt antrifft, sind von beträchtlicher, wenn auch nicht kolossaler, Grösse. Das Sarc derselben enhält neben dicht gedrängt verlaufenden zarten Fibrillen färbbare Körner (Neurochondren, sog. Nissl'sche Körner) in verschiedener Grösse, die vor allem in Umgebung des Kernes liegen. In den Fortsätzen fehlen sie. Letztere sind deutlich längsfibrillär struiert und oft erscheinen die zarten Neurofibrillen, welche in eine helle Perifibrillärsubstanz eingebettet sind, von Strecke zu Strecke leicht geschwellt (Kunstprodukt?).

In Spinalganglienzellen (die hier nicht zur Besprechung kommen) beobachtete Studnička im Sarc helle Saftkanälchen (siehe bei Säugern weiteres), die sich verzweigen, nach aussen ausmünden und eine entweder hyaline oder schwach eosinophile Substanz (Lymphe?) enthalten. Sie besitzen keine gesonderte Wand, die, wie Holmgren will und es bei *Lophius* thatsächlich der Fall ist, eingewucherten Fortsätzen anderer, ernährender Zellen angehört, gehen vielmehr aus

Alveolen des Sarcs hervor und werden deshalb nicht als präformierte, dauernde Bildungen gedeutet. Feine Kanälchen sollen auch in den kolossalen Nervenfasern zwischen den Neurofibrillen, innerhalb der Perifibrillärsubstanz, vorkommen.

Die Kolossalfasern (MÜLLER'sche Fasern), an denen der fibrilläre Bau gut zu studieren ist, verbleiben im Marke. Sie stammen von riesigen Zellen des Mittel- und Nachhirns (F. MAYER). Die Verläufe der übrigen Nervenfasern sind noch wenig bekannt; vor allem sind die effektorischen Axone schwer zu verfolgen. Von den kleinen bipolaren und von mittelgrossen Zellen (*Myxine*, RETZIUS, Fig. 581) lässt sich ein sog. äusserer, gemischter Fortsatz, der den Axon abgiebt, zur Peripherie des Markes verfolgen, wo er sich in reiche Endverästelungen, die gegen die Peripherie gerichtet sind, auflöst. Ein sog. innerer Fortsatz der bipolaren Zellen verästelt sich nahe dem Centralkanal oder in der anderen Markhälfte. Manche Zellen sind pseudounipolar, d. h. ihr Fortsatz ist ein gemischter, gleich den oben erwähnten äusseren Fortsätzen der bipolaren Zellen, da erst von ihm der Axon abzweigt. Durch die dorsalen Wurzeln strahlen sensible Axone ein, die sich unmittelbar nach dem Eintritt T förmig aufteilen; ein Ast geht nach vorn, einer nach rückwärts; beide enden in verschiedener Entfernung, wenige feine Lateralen abgebend.

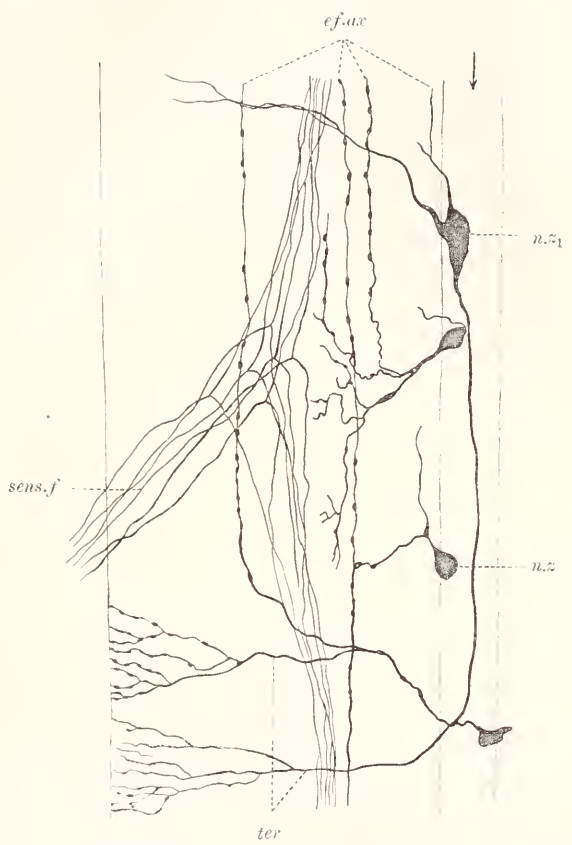


Fig. 581. *Myxine*, Rückenmark längs, Silberschwärzung, nach RETZIUS. *sens.f* sensible Fasern, durch eine dorsale Wurzel eintretend. *ter* Terminalen. *ef.ax* effektorische Axone, *n.z* pseudounipolare, $n.z_1$ multipolare Nervenzelle; der Pfeil deutet in den Centralkanal.

Im Centralkanal, der von einer klaren Lymphe erfüllt ist, verläuft in gerader Richtung die dicke glatte REISSNER'sche Faser, deren Enstehung unbekannt ist. Sie soll nach STUDNIČKA ein Sekretionsprodukt, nach SARGENT nervöser Natur sein und feine Seitenzweige abgeben. Sie schwärzt sich leicht mit Eisenhämatoxylin und zeigt bei starker Differenzierung einen hellen dünnen Mantel und eine schwerer

sich entfärbende Achsensubstanz, die leicht in Abschnitte von verschiedener Länge zerfällt.

Den Bau der Nerven erkennt man gut am Nervus lateralis, der im periaxialen Füllgewebe jederseits dicht neben der kortikalen Faserlage des Dachraums in longitudinaler Richtung verläuft. Er besteht aus receptorischen, von der Peripherie kommenden, Axonen, die von SCHWANN'schen Scheiden umgeben sind; Myelinscheiden fehlen vollständig. In den Scheiden, die untereinander zusammenhängen, liegen lange, schmale Kerne. Gliazellen fehlen im Nerven gleichfalls, wie bei allen Vertebraten. Der Nerv wird durch eine zarte Neurallamelle vom umgebenden Bindegewebe gesondert.

Auf den Bau der Spinalganglien kann nicht eingegangen werden. Der Darm wird nicht durch ein besonderes sympathisches Nervensystem (siehe Amphibien), sondern durch die Rami intestinales der Vagusstämme innerviert. Die Rami intestinales enden am Mitteldarm, indem sie sich in ein gangliöses Geflecht auflösen, das in der Muscularis gelegen ist. Man trifft hier auf den Schnitten reichlich Nervenzellen an, vor allem in der Längsfalte, dicht an der äusseren Längsmuskellage.

Chorda und Chordascheide.

Die Chorda ist bei guter Konservierung völlig kreisrund im Querschnitt. Sie besteht aus dem einschichtigen Chordaepithel mit unscheinbaren niederen und dicht gedrängt stehenden Zellen, welche Bildner der Chordascheide sind, und aus den einwärts davon gelegenen blasigen Chordazellen. Die Form letzterer ist im Centrum der Chorda eine andere als im übrigen Bereiche. An ersterer Stelle ziehen sich die Zellen in longitudinaler Richtung stark in die Länge und erscheinen deshalb auf dem Querschnitte von geringem Durchmesser (Chordastrang). Im übrigen Bereiche jedoch sind die Zellblasen kuglig oder ellipsoid mit radial gestellter Längsachse (sog. Chordagallerte). An den Zellen (Fig. 582) ist von fester Substanz manchmal nur die dünne Wand (Membran) erhalten, welche eine einzige grosse flüssigkeithaltige Vakuole umschliesst; gewöhnlich wird letztere jedoch durchsetzt von feinen verästelten Fadenzügen. Der Kern liegt meist der Wand an, selten im inneren Gerüst. In der Membran sind mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Stützfibrillen von verschiedener Stärke vorhanden, die in der Hauptsache parallel zu einander, entsprechend dem längsten Durchmesser der Zellen (v. EBNER), verlaufen. Der kleine Kern ist kreisrund oder stark abgeplattet und zeigt einen deutlichen Nucleolus. — Zwischen den Zellen sind sehr schmale Intercellularräume, die von zarten kurzen Brücken durchspannt werden, an dünnen Schnitten zu erkennen (STUDNIČKA).

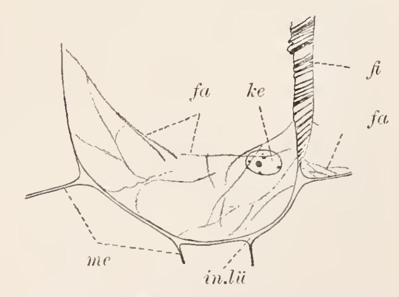


Fig. 582. *Ammocoetes*, Chordazelle angeschnitten. *me* Membran, *fi* Stützfibrillen derselben, *fa* Gerüstfäden im Zellinnern, *ke* Kern, *in.lü* Intercellularlücken.

Die kleinen Chordaepithelzellen sind aussen flach, gegen

innen bogenförmig begrenzt. Im hellen Sarc können spärliche Fettkörner vorkommen. Der Kern ist reich an Nucleom, das in groben Körnern verteilt ist; ein Nucleolus scheint vorhanden zu sein. — Die Chordaepithelzellen stellen das ursprüngliche Gewebe vor, aus dem sich die Chordazellen durch Vakuolisierung entwickelt haben.

Die Chordascheide besteht aus der dicken inneren Faserscheide und der dünnen Elastica externa. In ersterer lassen sich drei ungefähr gleich dicke Lagen unterscheiden (Fig. 583) welche

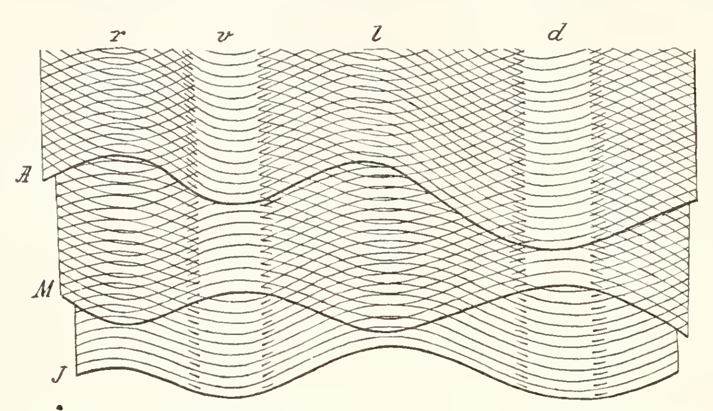


Fig. 583. *Ammocoetes*, Chordascheide, flächenhaft ausgebreitet. *A*, *M*, *J* äussere, mittlere, innere Lage der Faserscheide, Verlauf der Fasern eingezeichnet, *r*, *l*, *v*, *d* rechts, links, ventral, dorsal. Nach v. Ebner.

durch verschiedene Anordnung der in ihnen enthaltenen Fasern charakterisiert sind. Alle Fasern verlaufen cirkulär, indessen in flache Windungen gelegt, welche gegen vorn und hinten gewendet sind. In jeder Lage durchlaufen die Fasern zwei gegen vorn gerichtete Wellenberge und zwei gegen hinten gerichtete Wellenthäler; bei der innern und äussern Lage fallen die Thäler mit der dorsalen und ventralen Mediallinie, die Berge mit den lateralen Mediallinien zusammen; bei der mittleren Lage ist es umgekehrt (v. Ebner). Die Mediallinien werden auch Nahtlinien genannt, weil es scheint, als fände in ihnen eine Durchflechtung der Fasern statt. Indessen sind alle Lagen völlig selbständig und werden nur durch eine zarte Schicht homogener Grundsubstanz, welche auch die Fasern in den Lagen verbindet, zusammengehalten. Die seitlichen Nahtlinien treten weniger deutlich hervor, weil hier die Wellenberge und Thäler der einzelnen Schichten sich nicht genau entsprechen. Gegen den Schwanz hin verstreichen die Faserlagen allmählich und zeigen vorher einen rein cirkulären Verlauf ihrer Fasern.

Die Fasern bestehen aus echten leimgebenden Bindefibrillen. Zwischen den Fasern findet Fibrillenaustausch statt. Anfang und Ende der Fibrillen ist nicht nachweisbar; sie liegen in einer zähen Grundsubstanz, aus der sie sich durch Verdichtung herausgebildet haben dürften.

Die Elastica externa besitzt zwei dünne Faserschichten, welche durch eine feine Kittschicht verbunden sind. In der inneren Schicht dürften cirkuläre, in der äusseren longitudinale, Fasern vorkommen (v. Ebner). Mit Carmin färbt sich die Elastica leuchtend

rot; sie zeigt im übrigen das Verhalten elastischen Gewebes. Sie wird von runden zahlreichen und unregelmässig verteilten Löchern durchbrochen.

Die Chordascheide ist ein Produkt des Chordaepithels (v. Ebner). Das ergiebt sich daraus, dass während der Entwickelung zunächst die Elastica, dann die äussere, mittlere und zuletzt die innere Faserlage entsteht. Die Elastica tritt sogar schon auf, ehe sich ein typisches Chordagewebe vom Chordaepithel gesondert hat. Kerne und plasmatische Stränge fehlen in der Scheide vollständig. Auch nach Ausbildung aller Schichten wachsen die Fasern der äusseren Schicht weiter. Man hat sich demnach vorzustellen, dass von den Bildungszellen abgeschiedene flüssige Substanz sich in der ganzen Scheide auszubreiten vermag, um dann an den verschiedenen Punkten zu erhärten und sich zu leimgebenden Fibrillen zu differenzieren.

Enteroderm.

Das Enteroderm ist im ganzen Umkreis des Darmlumens, auch auf der Längsfalte, gleichartig beschaffen und besteht aus dreierlei Zellen: Stäbchen-, Wimper- und Drüsenzellen. Ausserdem finden sich zwischen diesen Elementen verstreut liegende Leukocyten. Die Stäbchenzellen bilden das weit überwiegende Element. Sie sind langgestreckt cylindrisch und enthalten den Kern fast durchwegs in mittlerer Höhe, ein wenig gegen die Basis hin verschoben; selten in anderer Lage. Das Sarc ist deutlich längsfädig struiert; die Fäden, welche sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen, verlaufen leicht wellig und erscheinen mit Desmochondren besetzt. Zwischen ihnen liegen, vor allem oft distal, noch andere, abweichend färbbare, Körnchen fraglicher Bedeutung; auch kommen Zellen vor mit dichten langgestreckten Ballen, die durch Toluoidin einen violetten Ton annehmen. Membranen scheinen vorhanden zu sein. Das distale Zellende zeigt einen schmalen, bald hellen, bald dunklen, Innensaum, den die Zellfäden in regelmässiger Anordnung durchsetzen. An der Oberfläche werden sie von Körnern (Desmochondren?) geschwellt (Aussenkörner); ebenso finden sich an der unteren Grenze des Saumes sehr unscheinbare Innenkörner. In der Höhe der Aussenkörner sind die Zellmembranen durch Schlussleisten, die nicht selten gespalten, also paarig, erscheinen, verbunden. Die Fäden setzen sich nach aussen in den Stäbchenbesatz fort, der im unteren Bereich hell (Aussensaum), im oberen meist dunkel gefärbt ist; hier sind die Stäbchen durch eine Kittmasse (?) verbunden.

Die Kerne sind von länglicher Gestalt und enthalten ausser einem oder mehreren grossen Nucleolen, die sich peripher intensiver als central färben, vereinzelte Nucleinkörner an einem lockeren Gerüst.

Die Wimperzellen, die nur dem vorderen Teile des Mitteldarms zukommen (Langerhans) zeigen etwas abweichenden Bau. Sie finden sich in Gruppen verstreut zwischen den Stäbchenzellen. Die Gruppen sind basal sehr schmal, nehmen aber distalwärts an Dicke zu und springen mit konvexer Endfläche leicht in das Darmlumen vor. Jede Zelle selbst wieder zeigt ein konvexes Ende, welches deutliche, intensiv sich schwärzende, Basalkörner und in geringer Entfernung darunter kleinere Innenkörner enthält. Schlussleisten finden sich auch hier, in Höhe der Basalkörner. Die Zelle ist längs-

fädig struiert; die Fäden setzen sich in die leicht schwärzbaren kräftigen Wimpern fort, die etwa $1^1/_2$mal so lang als die Stäbchen sind. Der Kern liegt höher als in den Stäbchenzellen und färbt sich, wie auch das feingekörnte Sarc, etwas weniger als in jenen; der Nucleolus stimmt in beiden Zellarten überein.

Die Drüsenzellen sind wohl auch auf den vorderen Teil des Mitteldarms beschränkt. Sie sind nur wenig dicker als die Stäbchenzellen, unterscheiden sich aber leicht von diesen durch das verschmälerte Zellende, das von deutlichen engen Schlussleisten umgeben wird. Eine Membran ist vorhanden. Fäden im Sarc scheinen gleichfalls nicht zu fehlen. Die Sekretkörner sind von geringer Grösse und färben sich schwach blau mit Thionin; wir haben die Zellen also als Schleimzellen aufzufassen. Sie verteilen sich einzeln in geringen Abständen zwischen den Stäbchenzellen.

Zwischen den Zellen sind nur hie und da Intercellularräume und Brücken deutlich zu unterscheiden. Meist erscheinen die Zellen dicht aneinandergepresst. Nicht selten, vor allem basal, finden sich Leukocyten zwischen die epithelialen Elemente eingeklemmt und lassen meist nur einen länglichen, oft leicht schraubig gedrehten, Kern erkennen.

Muskulatur.

Quergestreifte Muskulatur. Jedes Muskelsegment wird durch radial gestellte, longitudinal verlaufende, zarte Lamellen (Fascien) in eine grössere Anzahl gleichartiger Muskelbänder (Muskelkästchen) zerlegt, die etwa 4—6mal so breit als hoch sind. Jedes Band besteht aus durchschnittlich 5 abgeplatteten Muskelfasern (Myen) und in diesen sind die Myofibrillen derart verteilt, dass sie, je besser die Konservierung ist, um so regelmässiger in Reihen gestellt erscheinen, die gleichfalls radial von aussen gegen innen einstrahlen. Man kann diese Reihen mit den Fibrillenplatten von *Amphioxus* vergleichen, doch ist zu berücksichtigen, dass die zugehörigen Fibrillen auch mit denen benachbarter Reihen, durch Querbrücken in Verbindung stehen und auf diese Weise sich auch zu vertikalen oder diagonalen Reihen anordnen. Ferner bilden die Fibrillen durch gruppenweise Anordnung dünne Muskelsäulchen (siehe bei Salamanderlarve näheres).

Zwischen den Myen der einzelnen Muskelbänder fehlt Bindegewebe vollständig; nur die zu den Fasern selbst gehörigen dünnen Myolemmen grenzen diese gegeneinander ab und senden ausserdem dünne Septen gegen innen vor. Während an der medialen Fläche der Segmente die Fasern jedes Bandes breit nebeneinander auslaufen, konvergieren sie an der lateralen Fläche auf eine mittlere Längslinie hin, unter Zuschärfung der Kanten, und ihre Membranen erscheinen hier vermittelst einer einfachen Zellreihe an der Fascie fixiert. Diese Zellreihe macht sich auf dem Querschnitt vor allem durch die schmalen kreisförmigen Anschnitte der langen Kerne bemerkbar, die dicht aufeinander folgen. Sie wird wahrscheinlich von eingewanderten Bindezellen gebildet, so dass die Durchwachsung der Muskelbänder durch das Bindegewebe, wie sie lateral bei *Petromyzon* vorliegt, beim *Ammocoetes* bereits angebahnt erscheint.

Betreffs der feineren Struktur der Myofibrillen sei auf die Salamanderlarve verwiesen. Die relativ grossen Kerne sind längsgestreckt,

mit einem deutlichen Nucleolus ausgestattet, und liegen entweder dem Myolemm an oder sind zwischen den Fibrillen verteilt. In jedem Myon findet sich eine grössere Anzahl von Kernen.

Glatte Muskulatur. Glatte Muskulatur findet sich am Darm und an den Gefässen. Die Muskulatur des Darmes wird vom visceralen Mesodermblatt gebildet; sie repräsentiert die eigentliche Muskelhaut, während eine Muscularis mucosae fehlt, und liegt dicht unter dem Enteroderm, einwärts von einem gefässreichen lymphoiden Bindegewebe, das eine Specialität der Cyklostomen vorstellt (siehe bei Bindegewebe). Es findet sich eine innere Längs- und eine äussere Ringfaserlage, deren Elemente dicht aneinander schliessen. Die Fasern erscheinen arm an Fibrillen, welche sich in charakteristischer Weise auf eine dünne Rinde und ein centrales schwaches Fibrillenbündel verteilen. Der langgestreckte, nucleomreiche Kern liegt innerhalb der Rinde. — Die Muskelhaut ist in der Längsfalte des Darmes abweichend entwickelt. Während die Ringfaserlage ununterbrochen und in unveränderter Mächtigkeit das ganze Innere der Falte auskleidet, verliert sich die Längsfaserlage gegen den Boden der Falte hin. Dafür tritt aber eine mächtigere Längsfaserlage am Eingang der Falte auswärts, bez. in der Falte einwärts, von der Ringlage auf und kleidet die ganze Falte aus.

Ueber die Gefässmuskulatur siehe bei Gefässsystem.

Bindegewebe.

Cutis. Aus dem Cutisblatt der Ursegmente geht eine straffe Faserlage hervor, die bei allen Vertebraten als Corium oder Lederhaut bezeichnet wird. Die Bindefasern derselben ordnen sich an älteren Larven zu etwa 15 Schichten an, in welchen sie abwechselnd longitudinal und cirkulär verlaufen. Zwischen den Fasern fehlt, wie es scheint, eine verbindende Grundsubstanz; sie bestehen selbst wieder aus leimgebenden Fibrillen, welche zwischen den Fasern jeder einzelnen und der benachbarten Schichten ausgetauscht werden. Die Fibrillen sind in den Fasern durch minimale Mengen von Grundsubstanz verbunden. Kerne, die sicher zu Bindezellen gehören, finden sich innerhalb des Coriums nur ganz vereinzelt; man erkennt sie an ihrer in tangentialer Richtung abgeplatteten Form, wodurch sie sich von den rundlichen Kernen vereinzelter eingewanderter Leukocyten unterscheiden. Ein Zellkörper ist vorhanden, seine Form aber unsicher zu beurteilen. Die eigentlichen Corioblasten bilden an der Grenze zum subcutanen Gewebe eine endothelartige Schicht und scheinen keine Fortsätze in die Faserlage abzugeben. Dicht unter der Corioblastenschicht liegen immer flächenhaft entwickelte, verästelte Pigmentzellen, welche die Corioblasten meist ganz verdecken.

Das Corium enthält auch in geringer Menge feine radial verlaufende, aus dem subcutanen Gewebe einstrahlende, Bindefasern und reichlicher zarte Nervenfasern, die in das Epiderm eindringen (siehe dort). Die Grenze zu letzterem erscheint in keiner Weise durch eine besondere Lamellenbildung schärfer markiert.

Subcutanes Gewebe. Dieses enthält in einem spärlichen Enchym nur wenige Bindefasern, von denen ein Teil radial verläuft und einerseits in das Corium, anderseits in die Myosepten und in die

flach gestellten intramuskulären Fascien einstrahlt, während ein anderer Teil parallel zur Oberfläche verläuft. Reichlich sind dagegen Zellen zweierlei Art vorhanden. Man unterscheidet stern- oder spindelförmige Bindezellen und grosse runde Fettzellen (LANGERHANS), deren Sarc an mit den gewöhnlichen Methoden konserviertem Material von grossen, die Fetttropfen intra vitam enthaltenden, Vakuolen durchsetzt ist (siehe genaueres bei parietalem Gewebe). Nicht selten erscheinen die Fettzellen direkt als Bläschen mit einer grossen inneren Vakuole und dünner Wand, welche den bläschenförmigen, mit einem deutlichen Nucleolus ausgestatteten, Kern enthält. In anderen Fällen liegt der Kern in den inneren Gerüstbalken. Die Bindezellen sind schwierig genauer zu studieren; es sei auf das subcutane Gewebe der Salamanderlarve verwiesen. — Gefässe und Nerven sind reichlich eingelagert.

Axiales, periaxiales Gewebe und Myosepten. Die Anordnung der Faserlagen des axialen Bindegewebes wurde schon in der Uebersicht kurz besprochen. Einzelnes sei noch nachgetragen. Die perichordale Lage, die nur sehr unvollständig entwickelt ist, enthält schwache cirkuläre Faserzüge unmittelbar neben der Elastica externa der Chordascheide. Die Pia mater besitzt longitudinale, die Dura mater cirkuläre Fasern. Ventral unter dem Mark verdünnt sich die Dura mater; hier findet sich dicht angefügt das flache Ligamentum longitudinale dorsale inferius, das über der Chordascheide liegt. Unterhalb der Chorda findet sich ein gleichfalls plattes Ligamentum longitudinale ventrale. Beide Ligamente, wie auch die Pia mater, sind durch den Gehalt an elastischen Fasern ausgezeichnet. In der perihyposomalen Lamelle verlaufen die Bindefasern cirkulär. Sie gehen dorsal zum Teil in die Fasern der kortikalen (Rinden-)Lage über, zum Teil umgreifen sie auch unterhalb der Chorda das Hyposoma, die Hauptgefässe überspannend.

Neben diesen mehr oder weniger dicht geschlossenen Faserlagen finden sich noch vereinzelte Faserbündel in regelmässiger Verteilung. Es liegen longitudinal verlaufende Bündel innen der kortikalen Lage im Bereiche des Interspatiums an. Schräg aufsteigende, fast longitudinal verlaufende, Bündel finden sich ausserhalb der kortikalen Lamelle im periaxialen Gewebe und zwar im Bereiche des Rückenmarks, der Chorda und der ganzen perihyposomalen Lamelle, welcher sie sich innig anlegen. Sie gehen direkt über in Faserbündel der Myosepten, welche longitudinal verlaufen und an der Grenze zum subcutanen Gewebe, unter nicht unbeträchtlicher Anschwellung, scharf abschneiden.

Zur Struktur der faserigen Lamellen und Faserbündel ist folgendes zu bemerken. Die Bindefasern zeigen verschiedene Dicke und stehen in Fibrillenaustausch; die Fibrillen werden durch eine spärliche Grundsubstanz zusammengehalten. Zwischen den Fasern liegen lang gestreckte, schmale oder abgeplattete, oft schraubig gewundene, Kerne, die sich intensiv färben; die Form der zugehörigen, unbedeutenden Zellkörper ist eine spindelige und verästelte, meist aber nicht genauer festzustellen. In der Pia mater finden sich reichlich elastische Fasern von longitudinalem Verlaufe und verschiedener Stärke, die sich intensiv mit Eisenhämatoxylin färben und untereinander anastomosieren. Sie liegen in einer einfachen Schicht, die vom Mark durch eine zarte Neurallamelle getrennt ist. Seitlich neben dem Marke finden sich einzelne elastische Fasern auch ein-

gebettet in Bindefasern, die die Arachnoidea in verschiedener Richtung durchziehen. Sie kommen, wie erwähnt, auch den Ligamenten zu.

Alle Lücken, welche die Faserlagen zwischen einander und gegen die Muskulatur hin freilassen, sind von demselben lockeren Gewebe, wie es das subkutane Bindegewebe in toto bildet, ausgefüllt und zeigen in einem meist spärlichen Enchym neben einzelnen, verschieden orientierten, Fasern verzweigte Bindezellen und Fettzellen in reicher Anhäufung. Die mächtigste Entwicklung erfährt das zellige Gewebe im Dachraum, wo Fettzellen massenhaft vorkommen; etwas abweichend ist der Charakter in der Arachnoidea, da hier Fettzellen nur vereinzelt und in modificierter Form vorkommen, das Enchym stark entwickelt ist und die als Spinnenzellen bezeichneten Bindezellen besonders reich verästelt sind. Auch sind Bindefasern häufig, die eine feste Stütze des im übrigen weichen Gewebes bilden. Die Fettzellen der Arachnoidea enthalten nur kleine Fetttröpfchen in dichter Verteilung. Sie sind zum Studium fädiger Gerüststruktur gut geeignet, da an den des Fettes beraubten Zellen (Fig. 584) ein zartes Fadenwerk sehr deutlich bei Eisenhämatoxylinschwärzung hervortritt. Die Fäden verlaufen leicht gewunden, sind auf längere Strecken zu verfolgen und werden von Desmochondren geschwellt. Sie sammeln sich, wie es den Anschein hat, alle an einem bestimmten Punkte, wo sie zu einem losen Gitter verbunden erscheinen. Innerhalb des Gitters dürfte ein Centrochonder liegen, doch genügten die Präparate nicht zur sicheren Entscheidung. Der Kern ist tief eingebuchtet, oft undeutlich gelappt, und arm an Nucleinkörnern.



Fig. 584. *Ammocoetes*, Fettzelle aus Arachnoidea. *ke* Kern, *fa* mit Desmochondren besetzte Fäden des Gerüsts.

In dem lockeren Enchymgewebe verlaufen die Gefässe und Nerven. Besonders reich an Kapillaren ist der Dachraum; auch in und dicht an der Pia mater finden sich Kapillaren in grösserer Anzahl. Ferner kommen Pigmentzellen vor, die von dunklen Pigmentkörnern erfüllt sind.

Parietales Bindegewebe. Das parietale Blatt ist im seitlichen und ventralen Bereich der Leibeshöhle nur als dünnes peritoneales Häutchen, welches der perihyposomalen Faserlage aufliegt, entwickelt. Von grosser Mächtigkeit ist es jedoch dorsal, wo es ausser dem Peritoneum ein lockeres, sog. interstitielles, Bindegewebe liefert, in welchem Niere, Gonade, Aorta und Kardinalvenen nebst den Gefässen, die zum Darm, zur Gonade und Niere gehen und von ihnen kommen, vor allem aber reichlich Lymphräume, eingelagert sind. Das interstitielle Gewebe ist Enchymgewebe und besteht aus aus sternförmigen Bindezellen, runden grossen Fettzellen, die hier besonders gut zu studieren sind, und aus vereinzelten Bindefasern.

Die grossen runden Fettzellen zeigen bei guter Erhaltung ein von Körnern und Vakuolen verschiedener Grösse dicht erfülltes Sarc, das einseitig den grossen bläschenförmigen Kern enthält. In den Vakuolen liegen die mit Osmiumsäure schwärzbaren Fettkörner; die im Sarc vorhandenen, zum Teil winzigen, zum Teil grossen, Körner,

die sich mit Eosin färben, sind wohl als Vorstufen der Fettkörner aufzufassen.

Eigentliche Faserlagen finden sich nur unter dem dorsalen Peritoneum, vor allem reichlich an der Gonade, in Umgebung der Gefässe und in Gestalt einer dichten Lamelle, welche quer unter den Kardinalvenen das interstitielle Gewebe durchsetzt und in diesem einen oberen, die Hauptgefässe enthaltenden. Teil (Hauptgefässregion), von einem unteren abtrennt, in dem Niere und Gonade eingebettet sind (Nierenregion). Die Nierenkanäle sind von dichten, aber zarten, Grenzlamellen eingescheidet. Ueber die Struktur der verschiedenen Elemente siehe bei dermalem und axialem Bindegewebe; über die Gefässlamellen siehe bei Gefässen. Pigmentzellen kommen besonders häufig in der Nierenregion vor. Das interstitielle Gewebe ist hier ausserordentlich reich an engen und weiten Lymphgefässen, die direkt in die Kardinalvenen einmünden und in denen rege Bildung von Lymph- und Blutzellen statthat (siehe bei Gefässsystem näheres). Man kann das interstitielle Gewebe der Niere daher auch als lymphoides Gewebe bezeichnen.

Viscerales Bindegewebe. Das viscerale Blatt liefert ausser der Muskelhaut (siehe bei Muskulatur) ein stark entwickeltes Bindegewebe, das auswärts von der Muskelhaut liegt und sich in das faserige Peritoneum und in eine dicke sog. cavernöse Lage gliedert, welch letztere besonders reich in der Längsfalte entwickelt ist und im Bau dem interstitiellen Gewebe der Nierenregion entspricht. Sie sei als lymphoides Gewebe bezeichnet, da hier, wie in der Nierenregion, rege Bildung von Leukocyten und Erythrocyten statthat. Vom lymphoiden Gewebe des Darms leitet sich phylogenetisch die Milz ab (Gegenbaur u. a.), so dass man es auch direkt als Milzgewebe bezeichnen kann. Mit der Submucosa des Darms der übrigen Vertebraten ist es nicht vergleichbar, da es auswärts von der Muskelhaut, die ihrerseits nicht als Muscularis mucosae, bei völligem Mangel einer Tunica propria, gedeutet werden kann, liegt.

Das Peritoneum besteht aus einem platten Endothel und aus der Serosa (Faserhaut). Letztere setzt sich zusammen aus einer äusseren, sehr dünnen, elastischen Lamelle, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzt und von cirkulären, anastomosierenden platten Fasern gebildet wird, und aus einer derben kompakten Lage von Bindefasern, welche direkt in die Faserzüge des Milzgewebes übergeht und auch vereinzelte feine elastische Fasern enthält. Zwischen den Bindefasern finden sich Bindezellen der bekannten Art.

Der Gefässverlauf in der Entopleura ist folgender. In der Längsfalte findet sich central die longitudinal verlaufende Arteria mesenterica. Von dieser gehen Aeste in radialer Richtung zur Muskelhaut, in welcher sie, an der Grenze beider Muskellagen, ein reiches Kapillargeflecht bilden. Dieses steht in Zusammenhang mit den massenhaft entwickelten, weiten Lymphgefässen des Milzgewebes, aus dem die Pfortader (Vene) entspringt, welche entgegengesetzt zur Falte im Milzgewebe der Darmwand längs verläuft und vorn in die Leber übertritt. Ueber die Bildung der Lymph- und Blutzellen siehe bei Gefässsystem.

Urniere.

Auf den feineren Bau der Niere (Fig. 585) wird hier nicht genauer eingegangen (siehe Uebersicht); man beachte die ausführliche Schilderung der Urniere der Salamanderlarve. Von dieser unterscheidet sich die Urniere des *Ammocoetes* vornehmlich durch den Mangel der Nephrostomen. Auffällig ist die regelmässige innige Aneinanderlagerung je zweier MALPIGHI'scher Körperchen. Die Nierenkanäle werden von dünnen Grenzlamellen umscheidet und liegen im lymphoiden Gewebe eingebettet (siehe bei parietalem Bindegewebe.)

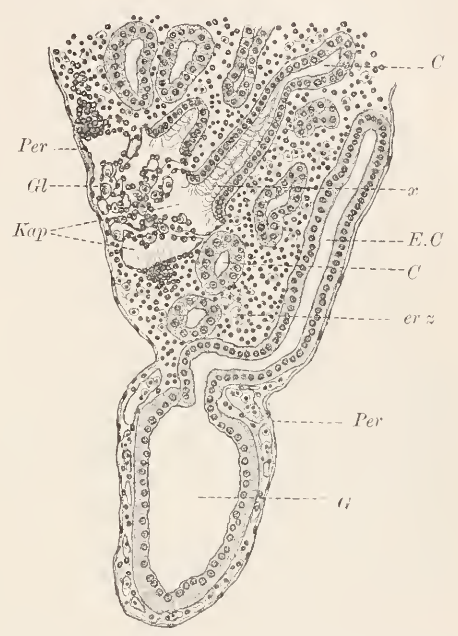


Fig. 585. *Ammocoetes*, Urniere. *Kap* BOWMANN'sche Kapseln, *x* Beginn des Nierenkanals (*C*), *E.C* Endabschnitt, einmündend in den WOLFF'schen Gang (*G*), *Gl* Glomerulus, *Per* Peritoneum, *er.z* Erythrocyten des lymphoiden Gewebes.

Gonade.

Die Gonade bildet einen unpaaren flachen Vorsprung am parietalen Blatte zwischen beiden Nierenwülsten, der an älteren Stadien gelappte Konturen zeigt. An sehr jungen Stadien soll paarige Anlage nachweisbar sein; die bleibende unpaare Ausbildung erklärt sich aus dem Mangel eines Mesenteriums. Die Gonade befindet sich bei *Ammocoetes* in embryonalem Zustand und enthält gewöhnlich nur eine geringe Menge von Urgenitalzellen. Man unterscheidet an ihr den endothelialen Ueberzug, welcher Keimzellen liefert (Keimepithel), und darunter gelegenes faseriges Bindegewebe, welches von Blut- und Lymphgefässen und von Urgenitalzellgruppen, an älteren Stadien auch von Ureiern und Ursamen, durchsetzt wird. Das Keimepithel besteht aus dicht gestellten, etwa kubischen, Zellen mit dunkel sich färbendem, rundem Kern, der sie fast ganz ausfüllt. Diese Keimzellen sinken in das Bindegewebe ein und wachsen zugleich einerseits zu Urgenitalzellen heran, welche beträchlich grössere Elemente darstellen, andererseits werden sie zu Follikelzellen, die die Urgenitalzellen schalenförmig einhüllen. Aus den Urgenitalzellen gehen durch Wachstum die Ureier, durch Teilung innerhalb eines Follikels die Ursamen hervor (siehe Näheres über die Samenbildung beim Salamander).

Gefässsystem.

Von Gefässen seien nur die wichtigsten angeführt. Unmittelbar unter der Chorda, in der sog. Gefässregion des parietalen Blattes,

liegt medial die Aorta, begleitet zu beiden Seiten von den weiten Kardinalvenen, die unter der Aorta durch zahlreiche Anastomosen verbunden sind. Von der Aorta entspringen segmentale Arterien, die in das Episom eindringen; ferner entspringen die Genital- und Nierenarterien, welch letztere sich zu den MALPIGHI'schen Körperchen begeben, und die Arteria mesenterica, die in der Längsfalte des Darmes longitudinal nach rückwärts verläuft. In die Kardinalvenen münden die Venen des Episoms, die Genitalvenen und die Lymphgefässe der Nierenregion ein. Ueber die Darmgefässe siehe bei visceralem Blatt.

Hervorgehoben sei der direkte Zusammenhang der Lymphgefässe im lymphoiden Gewebe der Niere und des Darms mit Hauptvenen, einerseits mit den Kardinalvenen, andererseits mit der Vena portae. Diese innige Beziehung des Lymphgefässsystems zum Blutgefässsystem ist ein Charakteristicum der niedersten Vertebraten; bei den höheren Formen ist das Lymphgefässsystem scharf gesondert und kommuniziert mit den Blutgefässen nur an wenigen Punkten.

Bei Betrachtung der Struktur der Gefässwandung wird von den Arterien ausgegangen. Man erkennt in Umgebung des Gefässlumens ein plattes Endothel, dessen Zellen in longitudinaler Richtung lang gestreckt sind. Unter diesem liegt eine zarte elastische Lamelle (Intima), dann folgen Ringsmuskelfasern (Tunica media) und eine dicke Bindefaserlamelle (Tunica externa), die in das umgebende Bindegewebe übergeht und neben verästelten Bindezellen auch elastische Fasern enthält. Die Zellen des Endothels, sowie die Muskelzellen, erkennt man am besten an den Kernen, die in ersteren longitudinal, in letzteren cirkulär langgestreckt sind, im übrigen einen runden, nur wenig abgeplatteten, Querschnitt aufweisen.

An den Venen ist die Muskellage sehr dünn und fehlt an den Kardinalvenen ganz. An den letzteren ist auch kein Endothel, wenigstens nicht überall, festzustellen. Das gleiche gilt für die weiten Lymphgefässe des lymphoiden Gewebes. In diesen findet lebhafte Vermehrung der Blutzellen statt (siehe unten).

In allen Gefässen kommen neben massenhaften roten Blutzellen (Erythrocyten), die von scharf begrenzter, kugelrunder oder kaum merklich abgeplatteter, Form sind, vereinzelte Leukocyten (weisse Blutzellen) vor, die im ganzen eine rundliche Gestalt zeigen und meist mit kurzen pseudopodienartigen Fortsätzen besetzt sind, daher wie gezackt erscheinen. Während das Sarc der Blutzellen völlig homogen und von einer deutlichen Membran scharf begrenzt ist, sich mit Toluoidin grün färbt und einen kleinen, einseitig gelegenen und dicht struierten, Kern umschliesst, zeigen die Lymphzellen ein zwar auch dichtes, aber körnig-fädig struiertes, Sarc, das sich mit Toluoidin nur zart blau färbt und einen grösseren Kern, der reich an Nucleinkörnern ist, enthält. Neben diesen ausgebildeten Blutzellen beider Art kommen auch jugendliche vor, die fast nur aus dem Kern bestehen; letzterer ist grösser als der der Blutzellen und weniger dicht struiert, dagegen kleiner als der der Leukocyten. Sowohl die Erythrocyten, als auch die Leukocyten gehen aus diesen embryonalen Elementen, den Leuko- oder Erythroblasten, indifferent Hämatoblasten zu nennen, hervor.

Massenhaft sind die Hämatoblasten in den Lymphgefässen des lymphoiden Gewebes angehäuft. Sie leiten sich vielleicht vom Endo-

thel der Gefässe, das fast überall vermisst wird, ab und liegen zum grossen Teil auch dem umgebenden Bindegewebe dicht an. Man trifft alle Uebergangsstadien, sowohl zu den Erythrocyten, als auch zu den Leukocyten. Die letzteren entstehen einfach durch Wachstum des Kerns und Sarcs, welch letzteres dauernd dichte Beschaffenheit wahrt. Die jungen Erythrocyten unterscheiden sich charakteristisch von den jungen Leukocyten in Hinsicht auf das Sarc, während der Kern zunächst gleich erscheint. Sofort beim Wachstum der jungen Erythrocyte differenziert sich eine scharf begrenzte Membran, zwischen der und dem Kern sich hämoglobinhaltige Körnchen (Erythrochondren) ansammeln und nur wenige Gerüstzüge verbleiben. An Alkoholpräparaten fehlen die Erythrochondren meist ganz und der Raum zwischen Membran und Kern ist völlig hell. Er vergrössert sich immer mehr bis zum Abschluss des Wachstums; die fertige Erythrocyte erscheint demnach an solchen Präparaten gleichfalls ganz hell und zeigt nur die deutliche Membran und den einseitig der Membran angelagerten kleinen, fast kompakten, Kern, der auch färberisch sich etwas abweichend verhält.

Aus Leukocyten gehen keine Erythrocyten hervor (mit Ascoli gegen Giglio-Tos u. a.). Die Hämatoblasten vermehren sich durch indirekte Teilung. Das gleiche gilt auch für die Leukocyten aller Altersstadien; von den jungen Erythrocyten giebt Ascoli gleichfalls mitotische Vermehrung an. Sie soll sich ausser in den Lymphgefässen auch in den Blutgefässen abspielen; auch die Lymphzellen vermehren sich allenthalben.

Neben den Zellen findet sich in den Gefässen meist ein feinkörniges Blutgerinnsel.

Anhang zu Pisces.

Placoidschuppen der Selachier.

Bei den Selachiern finden sich in der Haut eingelagert und aus dieser zum Teil frei sich erhebend eigenartige Skeletstücke (Fig. 586), die als Placoidschuppen oder Hautzähne bezeichnet werden und phylogenetisch den Ausgangspunkt für alle Hartgebilde der Vertebratenhaut vorstellen. Die Mundzähne der Selachier schliessen sich aufs engste an die Hautzähne an. Die letzteren bestehen aus zwei Teilen: aus dem eigentlichen Zahn oder Schuppenstachel, der das Epiderm durchbricht und frei mit einer oder mehreren Spitzen nach aussen vorragt, und aus der Basalplatte, welche im oberen Teil des Coriums gelegen ist. Im Innern findet sich die Pulpahöhle, welche an der unteren Fläche der Basalplatte ausmündet. Der Schuppenstachel ist gegen rückwärts gekrümmt und von mannigfaltiger Form. Er zeigt einen äusseren Ueberzug, der an der Spitze am dicksten ist (Schmelz), und besteht im Uebrigen aus Dentin (Zahnbein). Aussen am Schmelz lässt sich noch ein zartes resistentes Oberhäutchen nachweisen, das der Salzsäure wiedersteht, während der Schmelz selbst durch Salzsäure vollständig gelöst wird; eine Prismenstruktur besitzt letzterer nicht (siehe dagegen bei den Zähnen der Säuger). In das Dentin dringen von der Pulpahöhle aus

Kanälchen vor, die sich verzweigen und ihre Zweige gegen die Peripherie senden. Am stärksten entwickelt ist ein gegen die Stachelspitze hin verlaufender Kanal. Während die Pulpahöhle von Zellen

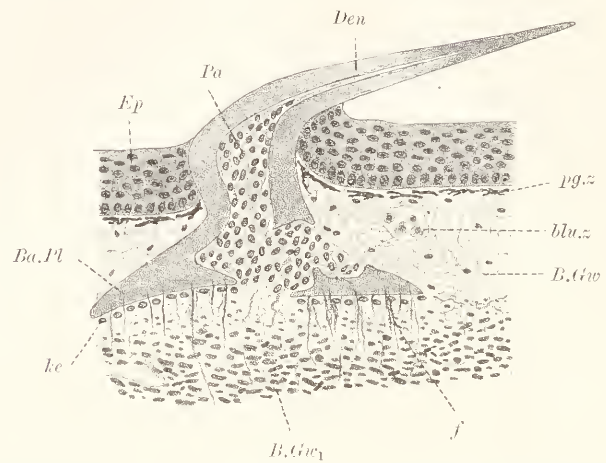


Fig. 586. Hautzahn. Nach KLAATSCH und eigenen Präparaten. *Ep* Epiderm, *Den* Dentin, *Ba.Pl* Basalplatte, *Pa* Bindegewebe der Zahnpapille, *B.Gw* und *B.Gw*$_1$ obere und untere Schicht des Cutisbindegewebes, *ke* Kerne der Knochenbildungszellen, *f* aufsteigende Bindefasern, *pg.z* Pigmentzellen, *blu.z* Blutzellen.

erfüllt ist, dringen in die Kanälchen nur Fortsätze einer oberflächlich gelegenen Zellschicht der Höhle, die als Odontoblastenschicht bezeichnet wird, ein. Die Basalplatte entbehrt der Zellen und Zellenausläufer. Sie zeigt rhombische Form und ist von den Platten benachbarter Zähne nur durch schmale Zwischenräume getrennt.

Ueber die Beschaffenheit der Haut, in welcher die Schuppen befestigt sind, ist folgendes zu sagen. Das Epiderm besteht aus einer Anzahl von Zellschichten, deren unterste, als Basalschicht, gleichmässig gestaltete, etwa kubische, Zellen aufweist. Die übrigen Schichten nehmen gegen die Oberfläche hin immer stärker abgeplattete Form an. Sämtliche Zellen sind durch Intercellularlücken getrennt und durch Brücken verbunden; auch stimmen sie strukturell überein. Ueber der Basallage finden sich rundliche Drüsenzellen eingelagert, die ihrem färberischen Verhalten nach den LEYDIG'schen Zellen des Amphibienepiderms entsprechen und als Eiweisszellen zu deuten sind. Sie entleeren ihr Sekret nicht nach aussen. Unter dem Epiderm liegt die mächtige Lederhaut (Corium) und unter dieser das schwach entwickelte subkutane Gewebe, das an die Muskulatur angrenzt und in die Myosepten übergeht. In der Lederhaut ist wieder eine tiefe Region als eigentliche Faserlage von einer oberen, die weit lockerer struiert ist und die Schuppen enthält (Schuppenlage), zu unterscheiden. In der Faserlage wechseln regelmässig flächenhaft geordnete Schichten von fibrillär struierten Bindefasern miteinander ab; die Fasern verlaufen diagonal und die zweier benachbarter Schichten kreuzen sich unter rechtem Winkel. Zwischen ihnen finden sich verästelte Bindezellen; einzelne Fasern verlaufen auch radial, senkrecht zur oberen Lage aufsteigend. In letzterer sind die Fasern zart, spärlich verteilt und bilden ein netziges Maschenwerk, in dessen

Lücken verästelte Bindezellen und Leukocyten innerhalb eines hellen hyalinen Enchyms liegen. Gefässe und Nerven kommen vorwiegend hier vor.

Entwicklung der Placoidschuppen (O. Hertwig). Die Schuppen entstehen (Fig. 587) bereits an ganz jungen Tieren, doch

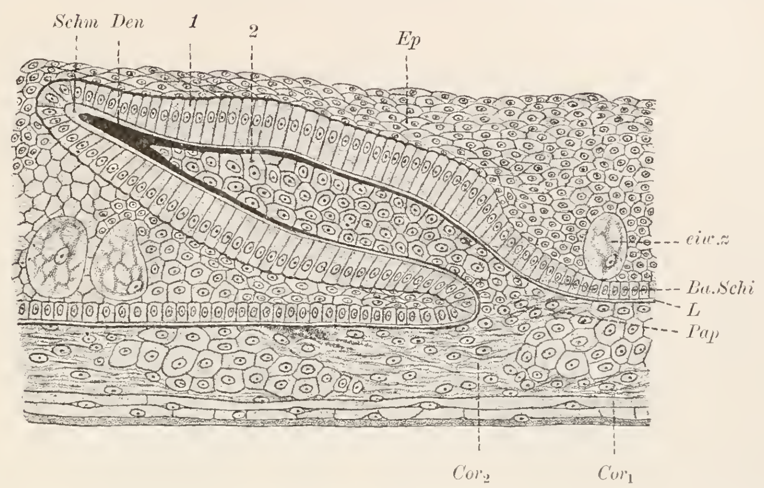


Fig. 587. Hautzahnanlage eines Selachierembryos, nach O. Hertwig. *Schm* Schmelz, *Den* Dentin, *1* Schmelzepithel, *2* Odontoblasten, *Ep* Epiderm, *eiw.z* Eiweisszellen, *Ba.Schi* Basalschicht, *L* Grenzlamelle, *Pap* Zahnpapille, Cor_1 und Cor_2 untere und obere Lage des Coriums.

findet auch an den Erwachsenen dauernd Neubildung statt, die mit der Abstossung alter Schuppen verbunden ist (Schuppenwechsel). An der Bildung des Schuppenkeims beteiligen sich die Basalschicht des Epiderms und die Schuppenlage des Coriums. Erstere buchtet sich lokal gegen aussen hin vor; letztere liefert unter der Ausbuchtung, als Ursache derselben, eine Ansammlung rundlicher Zellen. Diese sondern sich bei zunehmendem Wachstum des Keimes in eine basale Lage, aus der die Basalplatte hervorgeht, und in eine distale Lage, welche gegen das Epiderm vorwächst und zur Stachelpapille wird. Sie ist überzogen von den verlängerten Elementen der epidermalen Basalschicht, die hier zum Schmelzepithel wird. Die Papille wächst von Anfang an gegen rückwärts und treibt das Epiderm vor sich her. Von den Hartsubstanzen wird der Schmelz zuerst abgeschieden. In den cylindrischen Schmelzzellen liegt der Kern distal und das basale Sarc zeigt eine feine Längsstreifung. Bei der Schmelzbildung tritt eine Verkürzung der Zellen ein. Die Bildung des Dentins folgt bald; es entsteht von einer peripheren Schicht grösserer Zellen der Papille (Odontoblasten) aus, welch letztere zugleich Fortsätze in das Dentin einsenken.

Die Stachelbildung beginnt an der Papillenspitze und schreitet gegen die Basis fort. Wenn die Bildung der Basalplatte beginnt, durchbricht das Stachelende das Epiderm und tritt frei hervor. Die Platte entsteht innerhalb der erwähnten basalen Zellanhäufung, welche direkt mit der Papille zusammenhängt, in eigenartiger Weise. Bereits vor der Bildung der Hartsubstanz beteiligen sich die hier gelegenen

Zellen an der Bildung der fasrigen Bindesubstanz. Derart kommt es, dass die radial aufsteigenden Fasern des Coriums auch in die Basalplatte vordringen, sich selbst in die Papille, von Gefässen begleitet, fortsetzen. Durch die Einverleibung von Bindefasern ist die Platte innig mit der Faserlage des Coriums verbunden. Eine weitere Besonderheit ist der Mangel von Zellen und Zellfortsätzen in der Platte, die demnach plasmatischer Elemente ganz entbehrt und in dieser Eigenschaft enge Verwandtschaft mit den Teleostierschuppen zeigt.

Hinsichtlich der Entstehung des Schmelzes, ja selbst hinsichtlich der Anwesenheit von Schmelz, sind die Ansichten sehr verschiedene. Nach Tomes ist der Schmelz ein Produkt der mesodermalen Papille, während er dagegen bei den Teleostiern (z. B. bei den Gadiden) vom Schmelzepithel aus entstehen soll. Dieser Umstand wäre um so bemerkenswerter, als nach Tomes der Schmelz bei allen Vertebraten chemisch, physikalisch und histologisch im wesentlichen das gleiche Verhalten zeigt; da ferner das Epithel bei den Haien während der Schmelzbildung mächtig entwickelt ist und nach der Bildung atrophiert. Nach Röse ist überhaupt kein Schmelz vorhanden. Das von O. Hertwig als Schmelz bezeichnete, unter dem Oberhäutchen gelegene, Gewebe gehört zum Dentin, von dem es sich auch nicht scharf abgrenzt. Es wird bis dicht an die Peripherie von den sehr feinen Enden der Dentinröhrchen, die parallel zu einander verlaufen, durchsetzt. Die äusserste, unter dem Oberhäutchen gelegene Schicht, besteht aus sog. Vitrodentin.

XXV. Vertebrata. B. Amphibia.

Larve von *Salamandra maculosa* Laur., u. a.

Uebersicht.

Betrachtet wird der Querschnitt (Fig. 588) durch die Dünndarmregion einer jungen Larve. Er hat die Form einer aufrecht stehenden Ellipse mit dorsaler niedriger Erhebung (Flossensaum), die gegen rückwärts an Höhe beträchtlich zunimmt und hinter dem After auch ventral entwickelt ist (Schwanzflosse), gegen vorn zu sich verliert. Die obere Hälfte des Schnittes und die Aussenwand der ventralen Hälfte repräsentieren das Episoma; der übrige Teil der ventralen Hälfte, welcher die Leibeshöhle (Cölom) umschliesst, stellt das Hyposoma vor. Das Episoma wird gebildet von Epiderm, Rückenmark, Chorda, Stammmuskulatur, dermalem und axialem Bindegewebe; das Hyposoma besteht aus dem Enteron, den Nierenkanälen und Gonaden, dem parietalen und visceralen Mesodermblatt.

Das Epiderm überzieht als niedriges, dreischichtiges Epithel den ganzen Querschnitt; in ihm fallen in mittlerer Lage helle Drüsenzellen, die nicht nach aussen ausmünden (Leydig'sche Zellen), auf. Knospenartige Hautsinnesorgane, die weder die distale noch basale Grenzkontur des Epithels beeinflussen, kommen jederseits in drei Längslinien (Seitenlinien) vor, von denen die mittlere, typische in der Höhe des Interstitium laterale (siehe unten), die anderen dorsal und ventral davon gelegen sind. An älteren Larven

findet man die Anlagen der Hautdrüsen als dicke zapfenartige Wucherungen an der Basalfläche des Epiderms, vor allem dorsal jederseits neben der Rückenflosse.

Das Rückenmark liegt dicht über der Chorda (siehe unten) im bindegewebigen, zum Teil verknorpelten und verknöcherten, Längs-

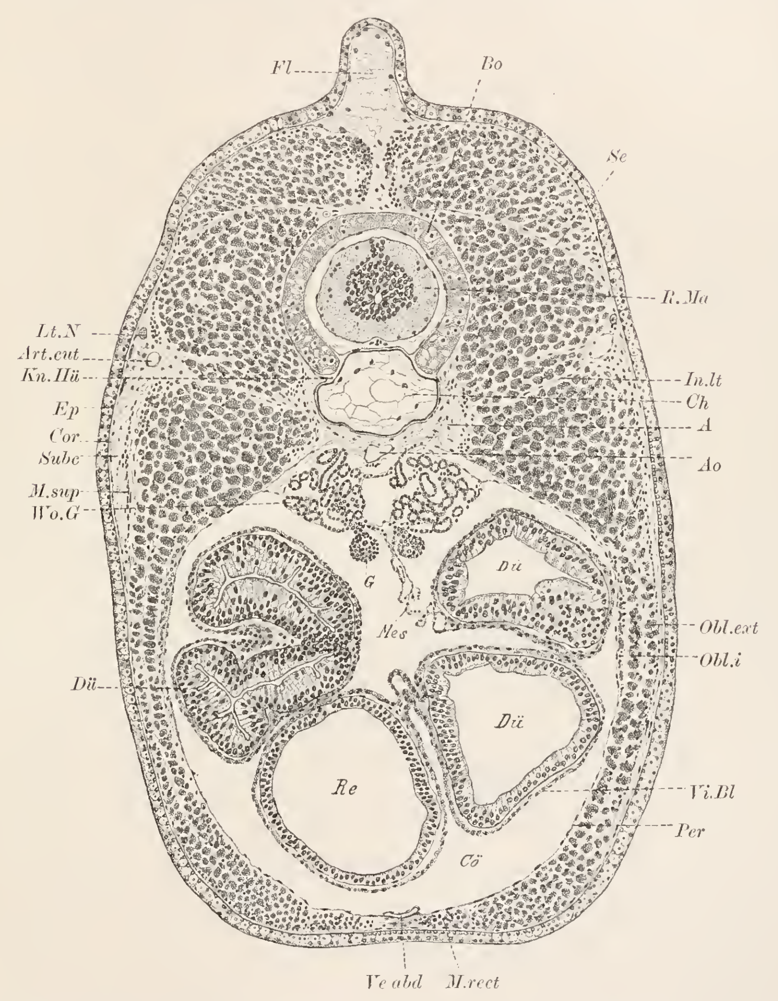


Fig. 588. *Salamandra maculosa*, Larve, Querschnitt der Dünndarmregion. *Fl* dorsaler Flossensaum, *Ep* Epiderm, *Cor* Corium, *Subc* subcutanes Bindegewebe, *R.Ma* Rückenmark, *Lt.N* Lateralnerv, *Ch* Chorda, *A* axiales Bindegewebe, *Kn.Hü* Knochenhülse, *Bo* obere Bogen, *Se* Myoseptum, *In.lt* Interstitium laterale, *Ao* Aorta, *Ve.abd* Vena abdominalis, *Art.cut* Arteria cutanea, *M.sup* Musculus superficialis, *Obl.ext* und *i* Musculus obliquus externus und internus, *M.rect* Musculus rectus, *Wo.G* WOLFF'scher Gang, *G* Gonade, *Dü* Dünndarm, *Re* Rectum, *Mes* Mesenterium, *Vi.Bl* viscerales Blatt, *Per* parietales Peritoneum, *Cö* Cölom.

septum, welches beide Rückenmuskeln von einander trennt. Man unterscheidet den kleinen Centralkanal, die centrale graue und periphere weisse Substanz und intervertebral die abgehenden dorsalen und ventralen Nervenwurzeln, die sich jenseits der Dura mater

in den Spinalganglien vereinen. Von jedem Spinalganglion entspringen drei Nerven, die insgesamt als Spinalnerv zu bezeichnen sind; sie innervieren die Stammmuskulatur und enthalten zugleich receptorische, von der Peripherie kommende, Axone, die zu den Spinalganglienzellen gehören. Von weiteren Nerven sind zu erwähnen: der Nervus lateralis, der ein Ast des Vagus ist und jederseits in der Höhe des Interstitiums im subkutanen Gewebe verläuft; ferner beide Grenzstränge des Sympathicus mit ihren Ganglien, die neben der Aorta verlaufen, aber erst an älteren Larven deutlich hervortreten.

Die Chorda bildet die ein wenig dorsalwärts verschobene, im unteren Teil des Längsseptums eingeschlossene, Achse des Schnittes. Sie ist bei guter Konservierung kreisrund und besteht aus den blasigen Chordazellen (Chordagallerte), aus dem unscheinbaren flachen Chordaepithel und der dünnen Scheide, an der wieder eine zarte äussere Elastica und eine innere kräftigere Faserlage zu unterscheiden sind.

Zu beiden Seiten des Längsseptums bis zur ventralen Mediallinie sich fortsetzend, liegt die Stammmuskulatur, die insgesamt den Seitenstammmuskeln des *Ammocoetes* entspricht. Sie gliedert sich jederseits in den dorsalen Rückenlängsmuskel, der bis zur Hyposomgrenze herabreicht, in die schrägen und geraden Bauchmuskeln, von denen erstere in einer inneren und äusseren Lage (Musculus obliquus internus und externus) sich direkt an den Rückenmuskel anschliessen, letztere im Anschluss an die schrägen Muskeln ventral neben der Mittellinie verlaufen (M. rectus abdominis); ferner in den zarten M. superficialis, der dem Obliquus externus, von dem er sich ableitet, aufliegt und dorsalwärts bis zum Interstitium emporreicht, und schliesslich in den zarten M. transversus, der dem parietalen Peritoneum anliegt und sich vom Obliquus internus ableitet. Alle diese Muskeln gliedern sich übereinstimmend in Segmente (Myomeren), die von den quergestellten Myosepten begrenzt werden. Da der Verlauf der Septen kein einfach senkrechter ist, sondern in der Höhe der Chorda eine leichte gegen vorn gewendete Knickung erfährt, so trifft man auf einem Querschnitt des Tiers jederseits gewöhnlich zwei oder drei Segmente angeschnitten. Jeder Rückenmuskel zeigt ferner in mittlerer Chordahöhe eine leichte Einziehung an der medialen und lateralen Seite und wird hier von einem flach verlaufenden, unscharf entwickelten, bindegewebigen Septum durchsetzt (Interstitium laterale). Jeder Muskel besteht aus quergestreiften Muskelfasern, deren Verlauf je nach dem Muskel verschieden ist (siehe unten).

Das dermale Bindegewebe (Cutis) ist als straffe Faserlage (Corium) von geringer Dicke dicht unter dem Epiderm entwickelt. Darunter liegt das lockere subkutane Gewebe, das besonders mächtig in der Rückenflosse und im Bereich des Interstitiums ausgebildet ist. An letzterer Stelle enthält es die Seitennerven und die Arteria und Vena cutanea. Durch die Myosepten, das Längsseptum und die Interstitia lateralia, ausserdem in der ventralen Mediallinie, hängt es mit dem axialen Bindegewebe zusammen. Letzteres zeigt mannigfaltige Differenzierung. Es enthält Skeleteinlagerungen in Umgebung der Chorda und des Rückenmarks, die in segmentaler Folge verschieden entwickelt sind. Segmental (myomer) finden sich in Umgebung der Chorda Knorpelringe (interverte-

brale Knorpel); intersegmental (vertebral) dünne Knochenhülsen (Wirbelhülsen), die gegen vorn und hinten zu sich erweitern und ein Stück weit über beide angrenzende Knorpelringe übergreifen. Jeder Knochenhülse entspricht ein Paar Knorpelspangen (obere Bogen), die dorsolateral an der Hülse beginnen, das Rückenmark samt seinen Häuten umgreifen (Neuralkanal) und über ihm verschmelzen. Hülse und Bogen bilden zusammen einen Wirbel. Zu diesen Skeletstücken kommen noch Knorpelstücke in den Myosepten, in der Höhe des Interstitiums, die Rippen (siehe unten). Neben den Knochenhülsen und über den Bogen (Interspatium dorsale) findet sich reichlich lockeres Bindegewebe, vergleichbar dem subkutanen Gewebe. Auch die Myosepten werden von lockerem Bindegewebe gebildet, das direkt übergeht in ein spärlich entwickeltes Perimysium innerhalb der Muskulatur. Als einfache dichte Membranen stellen sich die innere und äussere Markhaut (Pia und Dura mater) dar, während eine mittlere (Arachnoidea) nur andeutungsweise entwickelt ist. Zwischen der Dura mater und den oberen Bogen liegt ein geräumiger Lymphraum (Epiduralraum).

Das Enteron ist, infolge stark gewundenen Verlaufes, in mehreren, zum Teil queren, zum Teil schrägen oder longitudinalen, Anschnitten getroffen. Es gehört zwei Darmregionen an, dem Dünndarm und dem Rektum; nur ersterer windet sich auf und ist deshalb mehrfach angeschnitten; letzterer verläuft gerade von vorn nach hinten. Beide Teile zeigen ein hohes Cylinderepithel mit Schleimzellen untermischt; das Epithel des Rektums ist etwas niedriger, das Lumen desselben umfangreicher als am Dünndarm. Auf weiter vorn geführten Schnitten ist nicht mehr das Rektum, dagegen der langgestreckte, auch longitudinal verlaufende, Magen und neben diesem die Leber, an der Uebergangsstelle zum Dünndarm auch das Pankreas, getroffen. Letzteres liegt zum Teil im dorsalen Mesenterium, die Leber im hier entwickelten ventralen Mesenterium.

Das parietale Blatt bildet ventral und seitlich nur ein dünnes Peritoneum, dem in der ventralen Mittellinie die Abdominalvene eingelagert ist; dorsal ist es stark verdickt und enthält hier an der Grenze zum Episom die Aorta und die Cardinalvenen, darunter die paarigen Urnieren eingelagert (Nierenwülste). Zwischen den Nierenwülsten entspringt das dorsale Mesenterium, neben dem an der Abgangsstelle jederseits eine schmale, stark geschwellte, Falte entspringt, welche eine Gonade repräsentiert (Gonadenfalten).

Das viscerale Blatt liefert die Entopleura und das Peritoneum des Darmes. Erstere enthält schwach entwickelte glatte Muskulatur, die nur am Pylorusabschnitt des Magens bedeutendere Mächtigkeit gewinnt (Pylorussphincter). Das viscerale Blatt steht mit dem parietalen durch das dorsale Mesenterium in Verbindung.

Die Urnieren werden von paarig geordneten, in den Nierenwülsten vielfach gewunden verlaufenden, Kanälchen gebildet, die in longitudinaler Richtung dicht aufeinander folgen. Jedes Kanälchen beginnt seitwärts von den Gonadenfalten mit einer wimpernden Oeffnung (Nephrostom) am Cölom, bildet unweit von dieser, im Verein mit einem Blutgefässknäuel (Glomerulus), ein MALPIGHI'sches Körperchen und verläuft dann stark gewunden zum gemeinsamen longitudinalen Ausführgang (WOLFF'scher Gang), der jederseits ganz lateral im Wulst gelegen ist.

Die Gonaden zeigen Ansammlungen von Urgenital- und Follikelzellen, die sich vom Keimepithel, als welches das peritoneale Endothel der Falten funktioniert, ableiten.

Von Blutgefässen seien zunächst die Arterien betrachtet. Unter der Chorda verläuft die Aorta, welche Aeste ins Episom (Arteriae intercostales) und ins Hyposom, und zwar an den Darm (A. mesentericae), an die Nieren (A. renales) und an die Gonaden (A. genitales) abgiebt. Ferner verläuft jederseits eine longitudinale Arterie neben dem Seitennerv (A. cutanea), die eine Verbindung zwischen der in der Armgegend entspringenden A. subclavia und der in der Sakralgegend entspringenden A. iliaca vorstellt. Von Venen treffen wir rechts und links von der Aorta, an den seitlichen Grenzen des Nierenwulstes, die unscheinbaren Venae cardinales posteriores; ferner unterhalb der Aorta, im Nierenwulste, oder bereits in das Mesenterium eingelagert, die mächtige unpaare V. cava inferior und ventral im parietalen Peritoneum, bruchsackartig in das Cölom vorspringend, die V. abdominalis magna. Die Kardinalvenen erscheinen gegenüber den Verhältnissen bei *Ammocoetes* von geringer Bedeutung; in sie münden die Venae intercostales, die vom Episom kommen, ein. In die Hohlvene münden die abführenden Venen des Pfortaderkreislaufs der Nieren ein; die zuführenden Nierenvenen leiten sich von den paarigen Ursprüngen der Abdominalvene ab, die sich aus der Vena caudalis und den Venae iliacae entwickelt, nach vorn bis zur Leber verläuft und hier in die Vena portae einmündet, welche aus den Darmvenen (V. intestinales) hervorgeht. Die Hohlvene verlässt vor der Niere den Nierenwulst und senkt sich zur Leber herab, die sie durchsetzt, um jenseits derselben die Lebervene aufzunehmen und in den Sinus venosus des Herzens einzumünden.

Epiderm.

Wir betrachten zunächst das Epiderm der jungen Larve (Fig. 589). Es besteht aus 3 Schichten von Deckzellen, aus der Basalschicht, der Mittelschicht und der Aussenschicht. Die Mittelschicht enthält reichlich eingestreut liegende Drüsenzellen (LEYDIG'sche Zellen), die bis nahe an die Cutis und an die Peripherie reichen. Alle Zellen sind durch Intercellularräume getrennt und durch Brücken verbunden. In den Intercellularräumen liegen nicht selten eingewanderte Leukocyten und gelbbraune Pigmentzellen. In der Aussenschicht trifft man an jungen Larven einzelne wimpernde Zellen an (Flimmer-

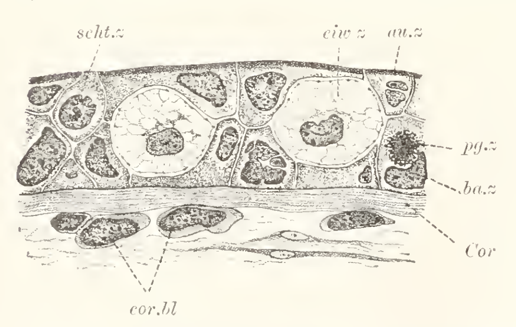


Fig. 589. *Salamandra maculosa*. Larve, Haut. *ba.z* Basalzelle, *pg.z* seitlich angeschnittene Pigmentzelle, *au.z* Aussenzelle, *scht.z* Schaltzelle, *eiw.z* Eiweisszelle, *Cor* Corium, *cor.bl* Corioblasten und Zellen des subkutanen Gewebes.

zellen); an älteren Larven fehlen die Flimmerzellen, es kommen dagegen andere Zellen von abweichendem Charakter, sog. Schaltzellen, vor. Ueber die Sinnesorgane und Nervenendigungen siehe in einem besonderen Kapitel.

Deckzellen. Die Deckzellen sind an drüsenzellarmen Punkten von regelmässiger, fast kubischer, Form, im allgemeinen jedoch durch die Drüsenzellen in ihrer Form stark beeinflusst. Sie enthalten einen grossen Kern, der nur von einem relativ schmalen Sarcmantel umgeben ist. Dieser ist nicht selten in den Präparaten geschrumpft und dann gleich einer Membran abgehoben und vom Kern durch eine helle Zone getrennt.

Im Sarc liegen Fäden, die schwer genauer zu verfolgen sind. Sie erscheinen körnig geschwellt und verlaufen longitudinal, leicht wellig gekrümmt', von der Basis der Zellen zur oberen Fläche. In den Basalzellen sind sie am kräftigsten und schwärzen sich hier nahe der Cutis leicht mit Eisenhämatoxylin; sie repräsentieren hier durch Verklebung mehrerer Fäden entstandene Stützfibrillen, die sich gegen oben hin wieder in die elementaren Fäden auflösen.

Die distale Zone der Aussenzellen bildet einen scharf vom übrigen Sarc sich abhebenden gestrichelten Grenzsaum, in dem die Fadenenden regelmässig aufsteigen, meist aber durch eingelagerte Pigmentkörnchen verdeckt werden. Die Fäden sind hier durch eine leicht färbbare Kittsubstanz zu Alveolenwandungen verbunden, welche auf flächenhaften Anschnitten der Zellen hexagonale Maschen bilden und, bei Mangel an Pigment, eine hellere Zwischensubstanz zeigen. Distal wird der Saum durch eine zarte, chemisch und färberisch abweichend sich verhaltende, Limitans begrenzt (Wolff's Cuticula).

Die Fäden sind Bildner der Intercellularbrücken und zwar dürften zwei Bildungsweisen, wie vermutlich bei *Ammocoetes*, vorliegen. Ein Hauptanteil der Brücken kommt sicher durch zart fadenartige Querverbindungen der an den peripher verlaufenden Linen gelegenen Körnchen, die wir als Desmochondren bezeichnen müssen, zu Stande. Das gilt vor allem für die Brücken, welche die Basal- und Aussenzellen seitlich miteinander verknüpfen (primäre Brücken); besonders an ersteren ist, wegen der Verklebung der Fäden zu Fibrillen, deutlich zu erkennen, dass die Fäden nicht selbst die Brücken bilden. Anders liegen vielleicht die Verhältnisse an den oberen Grenzen der Basal- und an den unteren Grenzen der Aussenzellen, ebenso an den entsprechenden Grenzen der vereinzelt vorkommenden Mittelzellen; hier scheint ein Austreten der Fäden aus der Zelle möglich, wenngleich nicht sicher erwiesen. Es würden, gesetzt die Richtigkeit letzterer Annahme, also auch sekundäre Brücken vorkommen, wie sie bei den Amnioten (siehe bei Säugern) fast ausschliesslich vorhanden sind. Brückenknötchen wurden allerdings bei der Larve nirgends beobachtet; sie kommen dagegen gelegentlich den ausgebildeten Tieren zu (siehe dort). — Schlussleisten finden sich in zarter Ausbildung am distalen Ende der Intercellularlücken.

Die gelbbraunen kleinen runden Pigmentkörnchen liegen gewöhnlich nur im oberen Bereiche des Grenzsaums, kommen aber auch gelegentlich im tieferen Sarc vor und entstammen vielleicht direkt den intercellulär gelegenen Pigmentzellen, deren Körner die gleiche gelbbraune Färbung und gleiche geringe Grösse besitzen. Die Auf-

nahmefähigkeit der Epithelzellen für fremde Körnchen ist durch Injektion von Karmin in die Haut direkt erwiesen worden (H. RABL). Immerhin bleibt die Möglichkeit einer direkten Pigmentbildung in den Zellen des Epithels (siehe die folgenden Zeilen).

Durch Färbung intra vitam, besonders mit Neutralrot (PROWAZEK, FISCHEL u. a.) lassen sich Körner in den Deckzellen sichtbar machen, die durch postmortale Färbung nicht tingiert werden. Auch die Pigmentkörner nehmen Farbstoffe (z. B. Methylenblau) an und werden dadurch verfärbt. Da in pigmenthaltigen Zellen andere Körner intra vitam immer nur spärlich oder gar nicht sich tingieren, so liegt es nahe, eine genetische Beziehung zwischen den Pigment- und andersartigen, für gewöhnlich unsichtbaren, Körnern anzunehmen. Es würde dies für autochthone Entstehung des Pigments in den Aussenzellen sprechen.

Die Kerne sind von wechselnder Form und erscheinen durch tiefe schmale Einschnitte mehrfach gelappt. Ihre Beschaffenheit ist eine charakteristische und wiederholt sich bei den meisten Kernarten sämtlicher Larvengewebe. An einem dichten fädigen Gerüst verteilen sich einzelne Nucleinkörner oder Gruppen solcher. Form und Grösse der Gruppen unterliegt mannigfachem Wechsel; sie erscheinen bald als Klumpen, Stränge oder runde, nucleolenartige Ballen. In letzterem Falle lässt sich meist leicht an ihnen eine dunkelfärbbare Rinde und eine hellere Innensubstanz, die auch einen anderen Farbenton zeigen kann und wohl Paranucleom vorstellt (siehe Darmepithel), unterscheiden. Die länglichen stabförmigen Ballen erinnern in der Form an Bruchstücke von Nucleomiten. Echte Nucleolen kommen nicht vor. Durch intravitale Färbung werden die Kerne nicht tingiert.

Teilungsfiguren sind in den Zellen aller Schichten, vor allem aber in den Basalzellen, häufig zu beobachten. Die Spindel ist tangential gestellt. Genaueres über den Teilungsmodus siehe bei Nierenzellen. Während der Mitose der Aussenzellen verlässt das Pigment den Grenzsaum, sinkt tiefer herab und verteilt sich auf zwei Gruppen, von denen je eine einer Tochterzelle zukommt (H. RABL).

Schaltzellen. Zwischen den Aussenzellen kommen vereinzelt abweichend geformte Zellen vor, deren Oberfläche kleiner als die der Aussenzellen ist, die niemals Pigmentkörner enthalten, basal abgerundet enden und im ganzen von kurz cylindrischer oder distalwärts verschmälerter, flaschenförmiger Gestalt sind. Bei Flächenbetrachtung (Fig. 590) strahlen die durch Schlussleisten scharf markierten Konturen der anstossenden Aussenzellen radial auf sie ein, was um so deutlicher hervortritt, je kleiner die Oberfläche der Schaltzellen ist. Bei Färbung intra vitam zeigen sie abweichende Chromophilie (FISCHEL) und fallen dadurch leicht in die Augen. Man findet sie fast während der ganzen Larvenperiode und überall verteilt, wo Flimmerzellen fehlen; bei Annäherung der Metamorphose vermindert sich ihre Zahl (FISCHEL) und möglicherweise bilden sie sich sämtlich in gewöhnliche Aussenzellen um.

Flimmerzellen. An ganz jungen Larven tragen viele Zellen der Aussenschicht, vor allem in der dorsalen und vorderen Region des Körpers, Wimpern; später finden sich nur noch einzelne Flimmerzellen, vor allem an den Kiemen und an der Cornea, um nach und nach ganz zu schwinden. Sie zeigen ein gleichmässig struiertes Sarc,

das des Grenzsaumes entbehrt; die deutlich longitudinal verlaufenden Fäden setzen sich in die sehr hinfälligen Wimpern fort, deren jede an der Basis ein kräftiges Basalkorn trägt.

Drüsenzellen. Die als LEYDIG'sche Zellen bekannten Drüsenzellen sind eosinophile Elemente, also als Eiweisszellen zu

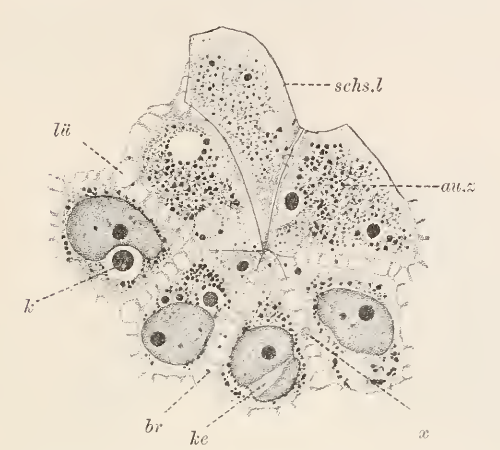


Fig. 590. *Bufo variabilis* (?), Larve. Epiderm flächenhaft geschnitten; Anordnung der Aussenzellen um eine versteckte Schaltzelle. *au.z* Aussenzelle mit Pigment, *ke* Kern, *k* Körner fraglicher Bedeutung, *schs.l* Schlussleiste, *br* Brücke, *lü* Intercellularlücke, *x* fraglicher Inhalt derselben.

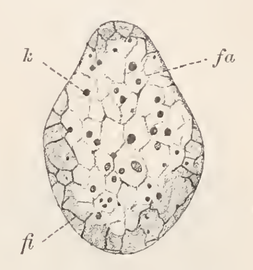


Fig. 591. *Salamandra maculosa*, Larve, LEYDIG'sche Epidermzelle (Eiweisszelle). *k* Eiweisskörner, *fa* Faden des inneren Sarcs, *fi* peripheres Fibrillennetz.

bezeichnen. Ihre Färbbarkeit ist immer eine geringe, da nur relativ wenige Sekretkörner von ungleicher Grösse in den weiten Maschen des Gerüstes liegen und sich leicht in eine farblose Flüssigkeit aufzulösen scheinen. Die Zellen sind gross und von kurz ellipsoider, regelmässiger Form. Eine geschlossene Zellmembran fehlt durchaus; peripher findet sich ein Fibrillennetz (Aussengitter) mit polygonalen, meist sehr regelmässigen, Maschen (Fig. 591), das sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt und scharf von den Intercellularlücken und vom Sarc abhebt. Von den Knotenpunkten gehen sowohl feine kurze Brücken nach aussen, die aber selten sicher zu unterscheiden sind, als auch Gerüstfäden ins Zellinnere, die hier ein gleichfalls weitmaschiges Netz bilden, das nur am Kern ein dichteres Gefüge annimmt. Die kleinen Sekretkörner liegen den zarten Netzfäden dicht an, die grösseren dagegen frei in den Maschen; jeder Masche dürfte ein Sekretkorn entsprechen. Die im Zellinnern gelegenen Fäden schwärzen sich nicht mit Eisenhämatoxylin. Am Aussengitter lässt sich feststellen, dass die Maschenfibrillen durch dichte Aneinanderlagerung von Elementarfibrillen entstehen, die in den Knotenpunkten leicht auseinander weichen. In der Umgebung des Aussengitters ist immer ein schmaler heller Intercellularraum deutlich wahrzunehmen, dessen Zusammenhang mit den übrigen Lücken dagegen, wegen der flügelartigen Kantung der anstossenden Mittel- oder Basalzellen, meist nur schwierig festzustellen ist. — Der Kern gleicht völlig dem der Deckzellen.

Die LEYDIG'schen Zellen sind drüsig modifizierte Deckzellen, die bei der Metamorphose den ursprünglichen Charakter wieder annehmen (PFITZNER). Ihre funktionelle Bedeutung ist unbekannt; der Mangel einer geschlossenen Zellmembran deutet darauf hin, dass das Sekret

intercellulär eine Rolle spielen dürfte. Durch vitale Färbung, besonders durch Neutralrot, werden die Sekretkörner tingiert.

Hautsinnesorgane (Sinnesknospen).

Die Sinnesknospen der Salamanderlarve (Fig. 592) sind plump konische Gebilde von der Höhe des Epiderms. Ihre Basis ist etwa doppelt so breit als die Knospe hoch ist und viel breiter als die distale

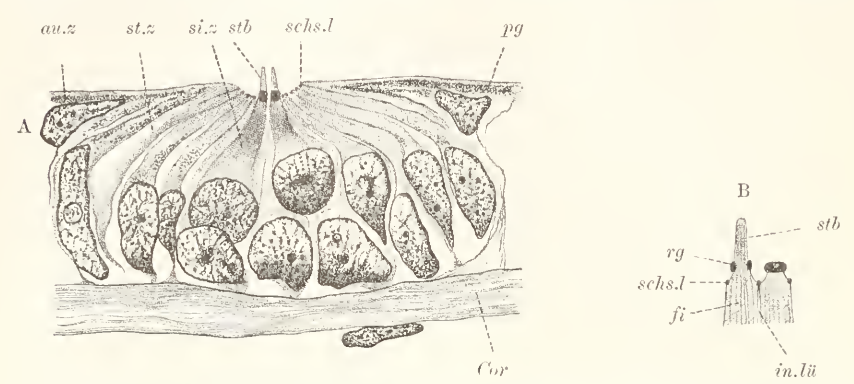


Fig. 592. *Salamandra maculosa*, Larve, Sinnesknospe (A). B Ende der Sinneszellen. *si.z* Sinneszelle, *stb* Sinnesstab, *rg* Ring an demselben, *fi* Neurofibrillen, *st.z* Stützzelle, *au.z* Aussenzelle, *schs.l* Schlussleiste, *pg* Pigment, *in.lü* Intercellularlücke, *Cor* Corium.

Endfläche. Diese ist in der Mitte, wo die Sinneszellen auslaufen, leicht muldig eingetieft. Die Knospe besteht aus Sinneszellen und Stützzellen. Die kurzen birnförmigen Sinneszellen kommen in geringer Zahl (ca. 4—8) vor und nehmen das Centrum ein. Ihr rundlicher oder kurz ellipsoider Kern liegt in der Mitte der Knospenhöhe; unmittelbar unter demselben endet die Zelle leicht abgerundet. Seitlich vom Kern ist nur ein dünner Sarcmantel vorhanden; über ihm verjüngt sich die Zelle und bildet bis zur Peripherie einen schmalen Conus, der distal abgestutzt endet. Das Sarc färbt sich im allgemeinen dunkler als das der Stützzellen mit Eisenhämatoxylin und zeigt deutlich längs und leicht gewunden verlaufende Fäden, die als Neurofibrillen aufzufassen sind. Dem distalen Ende sitzt der Sinnesstab auf, in welchen sich die Neurofibrillen fortsetzen. Er hat die Gestalt eines schlanken Conus, der basal geschwellt ist und sich hier intensiv schwärzt. Gut gelungene Differenzierung zeigt in geringer Höhe über dem Zellende einen breiten schwärzbaren Ring, welcher dem Stabe anliegt; seine Bedeutung ist unbekannt.

Zwischen den Sinneszellen sind sehr schmale Intercellularlücken, zarte Brücken der primären Form und Schlussleisten vorhanden.

Die Stützzellen durchsetzen die ganze Knospenhöhe und hüllen die Sinneszellen allseitig ein. Ihre länglichen Kerne liegen basal, dicht an der Cutis oder wenig höher, selten im Niveau der Sinneszellkerne. Der über dem Kern gelegene Zellleib ist schmal und verläuft bei den äusseren Zellen schräg, fast unter einem Winkel von 60° geneigt, an den einwärts gelegenen entsprechend steiler. Auch

im Sarc der Stützzellen sind längs verlaufende, aber locker geordnete, Fibrillen vorhanden, die sich oft intensiv schwärzen. In den deutlich erkennbaren Intercellularlücken sind an günstigen Stellen Brücken zu unterscheiden. Schlussleisten fehlen nirgends.

Die Kerne sowohl der Sinnes-, als auch der Stützzellen, unterscheiden sich von denen der Deckzellen durch regelmässigere Begrenzung, wenn auch die Einschnitte nicht völlig fehlen, sowie durch besonderen Nucleomreichtum. Das Nucleom verteilt sich in kleinen Körnern und gröberen Ballen, deren Form oft eine unregelmässige ist. In beiden Zellarten beobachtet man gelegentlich Teilungsvorgänge. Centralkörner sind im Ruhezustande gewöhnlich nicht zu bemerken, doch tritt manchmal über dem Kern ein dunkles Korn im Sarc hervor, das vielleicht in diesem Sinne zu deuten ist.

Noch bleibt zu erwähnen, dass die Sinnesstäbe der Sinneszellen nicht frei hervorragen, sondern von einem kuppenförmigen Gallertmantel eingehüllt sind, der nur an gut gelungenen Präparaten deutlich hervortritt und sich distal mit Hämatoxylin färbt. Er sitzt den Stützzellen auf und wird von diesen gebildet. Mit starken Vergrösserungen lassen sich in ihm schwärzbare zarte Fibrillen nachweisen, die zu den Stützzellen in Beziehung stehen und jedenfalls nichts anderes als Verlängerungen der Zellfäden sind. Dieser Befund ist in Hinsicht auf ähnliche Befunde an Molluskenaugen (siehe bei *Pecten*) von besonderem Interesse. Es zeigte sich dort, dass die zwischen den Sehzellen gelegenen Stützzellen sich in Fibrillenbüschel (Lophien) fortsetzen, die die Sehstäbe umgeben und in eine homogene oder körnige Zwischensubstanz (bez. Glaskörper) eintauchen, welche gleichfalls nur als Produkt der Stützzellen gedeutet werden kann. Die Gallerte an den Hautsinnesorganen der Amphibien entspricht der Zwischensubstanz des Molluskenauges und somit wäre der fibrilläre Endapparat der Stützzellen auch hier als Lophium zu bezeichnen (im allg. Teil konnte auf diese Befunde noch nicht Rücksicht genommen werden).

Der Uebergang der Knospe ins angrenzende Epiderm ist kein schroffer, insofern als die benachbarten Deckzellen gleichfalls verlängert und in ihrer Form durch die Knospe beeinflusst erscheinen. Auch die Kerne nehmen erst allmählich das typische Verhalten an. Ein Unterschied der Deckzellen gegen die Stützzellen ergiebt sich vor allem aus der Verbreiterung der distalen Endfläche, die in das Niveau der Epidermoberfläche eintritt, im Vorkommen von Pigmentkörnern, die sich über die distale Zellhälfte ausbreiten, sowie in der lockeren Gerüstanordnung; auch die Intercellularlücken sind weiter als in der Knospe.

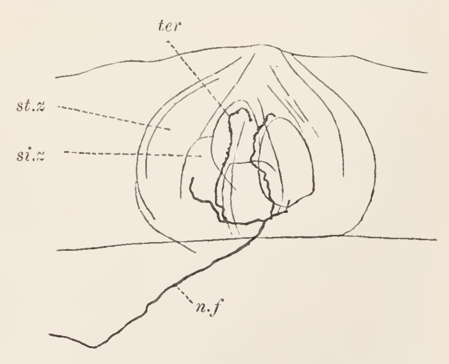


Fig. 593. *Salamandra maculosa,* Larve, Sinnesknospe mit Silber imprägniert, nach Retzius. *n.f* Nervenfaser, *ter* Terminalen im Umkreis der Sinneszellen (*si.z*), *st.z* Stützzellen.

Durch die Golgi-Methode (Retzius) lassen sich in den Sinnesknospen Nervenfaserendigungen (Fig. 593) nachweisen. Zu der Knospe tritt von unten, aus

dem Corium, ein dünner Zweig des Nervus lateralis heran, der auch an gewöhnlichen Präparaten nachweisbar ist. Die Nervenfasern dringen, unter Verlust der Myelinscheide, in die Knospe bis zur Basis der Sinneszellen ein, verzweigen sich hier und umspinnen die Sinneszellen, mit leichten Anschwellungen endend. Ein Zusammenhang der Fasern mit den Zellen liegt nicht vor; auch lassen sich keine ableitenden Fortsätze an den Zellen nachweisen. Die Fasern sind daher als receptorische aufzufassen.

Epiderm, Sinnesknospen und Hautdrüsen des erwachsenen Salamanders und Kammmolches (*Triton cristatus*).

Das Epiderm des ausgewachsenen Salamanders (Fig. 594) unterscheidet sich in mehrfacher Hinsicht bedeutend von dem der Larve,

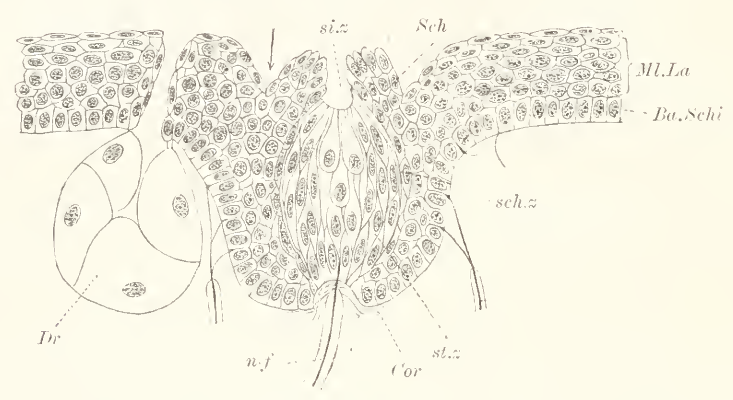


Fig. 594. *Triton cristatus*, Sinnesknospe. *si.z* Sinneszellen, *st.z* Stützzellen, *sch.z* Scheidenzellen, *Sch* Knospenscheide, *Ba.Schi* und *Ml.La* Basalschicht und Mittellage des Epiderms (die Hornschicht ist nicht bezeichnet), *Dr* Hautdrüse, *Cor* Corium, *n.f* Nervenfaser der Papille, seitlich sind Nervenfasern des Follikels dargestellt. Der Pfeil deutet in die follikelartige Einsenkung. Nach Maurer.

ganz abgesehen vom Auftreten der Hautdrüsen und vom Verlust der Sinnesorgane, die dagegen bei *Triton cristatus* erhalten bleiben (siehe unten). Die Aussenschicht hat sich in eine Hornschicht umgewandelt. Die Mittelschicht ist zu einer ca. vierschichtigen Mittellage verdickt und entbehrt der Leydig'schen Zellen vollständig. Die Zellen der Basalschicht, in denen jetzt allein Vermehrungsvorgänge stattfinden, zeigen eine ziemlich regelmässige kurz cylindrische, nicht selten fast cubische, Form, mit meist leicht geschwelltem und abgerundetem distalem Ende. Der Kern liegt etwa in halber Höhe der Zelle und füllt sie der Breite nach fast vollständig aus. Seine Form ist eine regelmässige, selten noch undeutlich gelappte. Das Sarc ist im basalen Teil deutlich längsfädig struiert; die Fibrillen beginnen am Corium, wo die Zelle fein ausgefranzt erscheint, in dichter Verteilung; divergieren dann gegen den schmalen Sarcsaum neben dem Kern hin und strahlen im distalen Abschnitt gegen die Endfläche aus. Von den Intercellularbrücken gilt das Gleiche, was bei der Larve angeführt wurde; das Eingehen der Fäden in die Brücken wurde distal nicht mit Sicherheit beobachtet, ist aber wahrscheinlich. Brückenknötchen

sind ausnahmsweise (H. Rabl) nachweisbar. Die seitlich an den Basalzellen, bis zur Cutis herab, nachweisbaren Brücken sind zweifellos primärer Natur.

Die Zellen der Mittellage sind von polygonalen Umrissen und um so platter, je näher sie der Hornschicht liegen. Der Kern nimmt die Mitte der Zelle ein. Er ist etwas kleiner als in den Basalzellen, besonders in den oberen Schichten. Die Form ergiebt sich aus der Abplattung der Zellen. Hinsichtlich der Anordnung der Zellfäden sei auf die Schilderung der Säugerhaut verwiesen, wo die Untersuchung leichter auszuführen ist. Körner sind im Sarc auch der obersten Schicht der Mittellage nicht mit Sicherheit nachweisbar; es fehlt jede Andeutung eines Stratum granulosum.

Die Hornschicht bildet eine schmale Lamelle, die sich gegen die oberste Mittelschicht durch eine scharfe Linie absetzt. Sie erfährt eine Abstossung in toto, worauf die benachbarte Mittelschicht sich in toto zu einer neuen Hornschicht umbildet. Der besondere Charakter der Schicht beruht auf der Verhornung des Sarcs, wobei aber der Kern nicht zu Grunde geht und färberisch leicht nachweisbar bleibt. Wie die Zellen selbst sind auch die Kerne stark abgeplattet; letztere bilden bei Flächenbetrachtung ovale oder rundlich geeckte Scheiben, in denen neben wenigen feinen Nucleinkörnern eine Anzahl gröberer rundlicher oder unregelmässig geformter Brocken scharf hervortreten. Bei Tinktion nach van Gieson erscheint die Farbennuance des Nucleoms gegen die der Kerne in den Mittelschichten etwas verändert; sie ist hell rötlich-gelb, gegenüber einer dunkel bräunlich-blauen in letzteren. Die Färbung der Zellen ist gleichfalls verändert. Sie erscheinen bei der van Gieson-Methode hell gelb, bei Eisenhämatoxylinfärbung dunkel schwarz. Die Veränderung beruht auf Verhornung der Zwischensubstanz, während die Fäden, obgleich sie nur schwer erkennbar sind, unverändert bleiben (siehe Säuger). Die Zellkonturen markieren sich als dunkle Linien.

Pigmentkörnchen von gelbbrauner Farbe kommen in den Zellen aller Schichten (speziell bei *Triton cristatus* beobachtet) in verschiedener Menge vor, können aber auch fehlen. In den Intercellularlücken finden sich lang verästelte Pigmentzellen, deren Körner mit denen in den Deckzellen durchaus übereinstimmen, so dass, wie bei der Larve, die Annahme nahe liegt, dass die Pigmentkörnchen letzterer Zellen den Pigmentzellen entstammen (siehe bei Larve).

In den Intercellularlücken breiten sich ferner die Endverästelungen (Fig. 595) receptorischer, zu Spinalganglienzellen gehöriger, Axone aus, die bis unter die Hornschicht emporsteigen und mit leichter Anschwellung enden (Retzius). Die Sinnesknospen (Fig. 594) eines erwachsenen *Triton cristatus* haben im wesentlichen denselben Bau wie die der Salamanderlarve, nur sind sie von bedeutenderer Grösse und ihre Umgebung erscheint modifiziert, insofern als die Bildung eines Follikels eingeleitet ist. Die Knospe hat reichlich die doppelte Höhe des Epiderms; etwa um ebenso viel als sie höher ist, ist sie mit dem angrenzenden Epiderm in die Tiefe gesunken und ragt mit ihrer distalen Hälfte in eine flache Bucht (Follikel) vor, wobei sich eine Wucherung der Follikelwand (Knospenscheide) dicht an sie anschmiegt.

Im Centrum der Knospe finden sich, wieder auf die distale Hälfte beschränkt, Sinneszellen von der beschriebenen Ausbildung, aber

in grösserer Zahl. Sie werden eingehüllt von den Stützzellen, die eine bedeutende Länge besitzen, im Uebrigen aber nichts besonderes zeigen. Ihre Kerne verteilen sich in verschiedener Höhe, liegen vor-

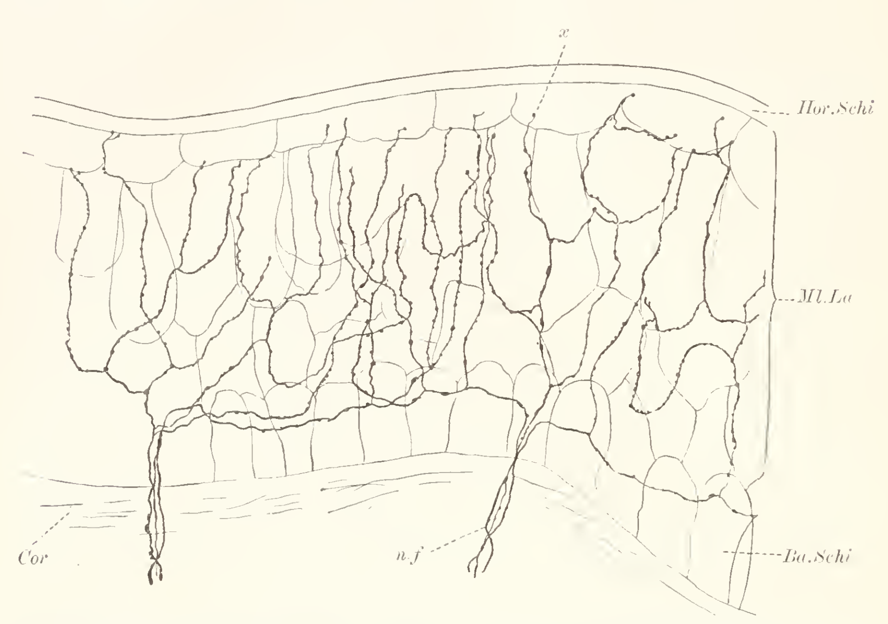


Fig. 595. *Salamandra maculosa*, Nervenendigungen des Epiderms, mit Silber geschwärzt. *Hor.*, *Ba.Schi* Horn-, Basalschicht, *Ml.La* Mittellage, *Cor* Corium, *n.f* Nervenfasern, *x* Endigung der Terminalen. Nach Retzius.

zugsweise jedoch basal. Die angrenzenden Deckzellen der Knospenscheide unterscheiden sich scharf von ihnen, sowohl durch mehrschichtige Anordnung, als auch durch dichtere Struktur des Sarcs, das sich dunkel färbt und Pigment enhält, welches den Stützzellen abgeht. Sie sind in unmittelbarer Nähe der Knospe seitlich stark abgeplattet und ordnen sich in mehreren konzentrischen Schichten an, welche gegen das distale Ende der Scheide hin, ohne zu verhornen, frei auslaufen und hier lateral von der Hornschicht, die sich auf die Scheide fortsetzt, begrenzt werden. Nach Maurer verhornen an überwinternden Tritonen auch die distalen Scheidenzellen; hierdurch ergiebt sich eine auffallende Uebereinstimmung im Bau der Knospenscheide mit dem der Wurzelscheide am Säugetierhaar (siehe dieses), die bedeutungsvoll für eine phylogenetische Ableitung des letzteren von den Sinnesknospen der Amphibien spricht.

Die Innervierung der Knospe erfolgt, wie bei der Larve, vom Nervus lateralis aus, dessen Zweigfasern sich im Umkreis der Sinneszellen in umspinnende Endverästelungen auflösen. Beim Salamander, dessen Sinnesknospen bei der Metamorphose degenerieren, d. h. sich in gewöhnliche Deckzellen umwandeln, degeneriert auch der zugehörige Nerv. Uebrigens finden sich in der Knospe auch Terminalen, die denen der Haut entsprechen und nicht zu den Sinneszellen in Beziehung stehen. Sie breiten sich zwischen den Follikel- und Scheidenzellen aus und entsprechen den Follikelterminalen der Säugerhaare.

Hautdrüsen. In der Cutis der ausgewachsenen Amphibien finden sich reichlich zum Epiderm gehörige Drüsen, die bei *Triton cristatus*, welcher hier als Beispiel genommen wird, vorwiegend dorsal und lateral gelegen sind und in zwei Arten auftreten. als Schleimdrüsen und als Giftdrüsen. Erstere sind kleiner als die letzteren; ihre Drüsenzellen füllen den Innenraum der Drüse nicht aus und gehen bei der Secernierung nicht zu Grunde, während beides für die Giftzellen gilt. Im übrigen zeigen beide Drüsenarten formal keine Unterschiede. Der eigentliche Drüsenkörper ist von kugliger Gestalt und besteht aus den epithelial geordneten, von der Basalschicht des Epiderms sich ableitenden, Sekretzellen, denen aussen eine einfache Schicht längs (meridional) verlaufender glatter Muskelfasern anliegt. Als besondere bindegewebige Hülle ist eine zarte Lamelle zu erwähnen, die auswärts von den Muskelfasern liegt; über die Beschaffenheit des Fasergewebes in der Umgebung der Drüsen siehe bei Cutis näheres.

Der Körper mündet durch den Ausführungsgang (Fig. 596) nach aussen. Dieser besteht aus drei verschiedenen Bestandteilen. Das sog. Trichterstück, das von einer einzigen röhrenartigen und verhornten Zelle, deren Wandung distal sich trichterartig ausbreitet und hier den Kern enthält, gebildet wird, durchsetzt die ganze Dicke des Epiderms und endet an dessen unterer Grenze scharf abgeschnitten. Hier schliesst sich die Rosette an, die aus einer Anzahl flacher, ebenfalls verhornter, Zellen besteht; diese breiten sich unter dem Epiderm schräg absteigend rings um die Mündung des Drüsenkörpers aus und verstreichen mit ihren distalen Enden an der Trichterwandung. Die Kerne dieser Zellen liegen den unteren Zellgrenzen genähert, in flachen Hohlräumen der Zelle, wie zwischen zwei dünne Hornlamellen eingefügt. Einwärts von den Rosettenzellen findet sich das Schaltstück (Nicoglu), das nur von wenigen (ca. 4) Zellen gebildet wird und die Verbindung mit dem Drüsenkörper bewirkt.

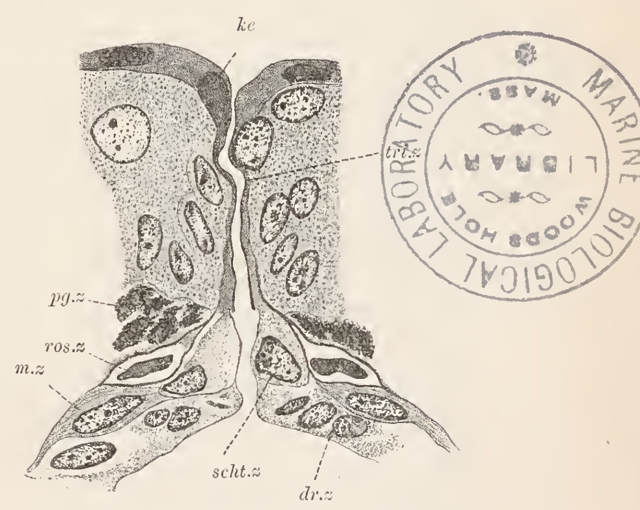


Fig. 596. *Triton cristatus*, Eingang in eine Hautdrüse. *tri.z* Trichterzelle, *ke* Kern derselben, *ros.z* Rosettenzelle, *scht.z* Schaltzelle, *dr.z* junge Drüsenzellen, *pg.z* Pigmentzelle des Coriums.

Weitere Eigentümlichkeiten der Teile des Ausführungsganges sind folgende. Trichter sowie Rosette treten bei Eisenhämatoxylinfärbung, welche die hornige Zellsubstanz schwärzt, scharf hervor. Beide sind direkte Fortsetzungen der Hornschicht des Epiderms. Die Röhrenwand der Trichterzelle zeigt bei gelungener Schwärzung eine feine Längsstreifung, die wohl auf eingelagerte Fäden zurückzuführen ist. Auch die Rosettenzellen, deren Zahl gering ist, zeigen Streifen, die sich besonders stark schwärzen und deren Anwesenheit eben das

Bild einer Rosette (ENGELMANN) an der Basis des Ausführungsganges bedingt. Für die Trichterzelle ist ein Ersatz durch sich anschmiegende, gleichfalls ringförmig geschlossene, Zellen der Mittellage des Epiderms bei der Häutung bekannt (NICOGLU); für die Rosette, die ihrer Beschaffenheit nach bis jetzt nicht richtig beurteilt wurde, sind Ersatzzellen noch nicht beschrieben. Die Schaltzellen bilden einen Ring am unteren Ende des Trichters, einwärts von den Rosettenzellen. Ihr oberes Ende schiebt sich ein wenig zwischen Trichterwand und Rosette, wird aber von deren Fasern, die mit der Trichterwand zusammenhängen, überlagert. Auf Längsschnitten zeigen die Schaltzellen eine flache Aussengrenze, die den Rosettenzellen anliegt, und eine leicht vorspringende, einen stumpfen Winkel zum Körperlumen bildende, Innenfläche. Vom Epiderm sind sie durch Trichter und Rosette vollständig getrennt, ebenso wie die Drüsenzellen. Ueber ihre Abgrenzung von den letzteren siehe bei Drüsenkörper.

Im Drüsenkörper sind stets die zu oberst gelegenen, an die Schaltzellen angrenzenden, Zellen jugendliche Elemente, deren Uebergang in die funktionierenden Zellen ein allmählicher ist. Von den Schaltzellen unterscheiden sie sich deutlich durch kleinere Kerne und durch die flache oder kurz prismatische Zellform; zugleich bemerkt man zwischen den Schaltzellen und den anstossenden Drüsenzellen Schlussleisten, die die Grenze scharf markieren. Das gilt für die Schleimdrüsen. An den Giftdrüsen ist im wesentlichen das Verhalten übereinstimmend; doch drängen sich die jungen Drüsenzellen hier einseitig zu einem Packet zusammen, das nach und nach, bei Verbrauch der aktiven Elemente, zu einem neuen Drüsenkörper im Lumen des alten auswächst und dieses ausfüllt (NICOGLU).

Die Drüsenzellen sind je nach der Drüsenart verschieden ausgebildet. Es seien zunächst die Schleimzellen betrachtet. Sie zeigen im ausgebildeten Zustande, wie er an den Seitenwänden und vor allem an der basalen Fläche des hier beutelförmigen, d. h. mit einem weiten Lumen ausgestatteten, Drüsenkörpers vorliegt, eine breitcylindrische Form. Schlussleisten lassen sich nachweisen. Die Kerne liegen basal der Muskelschicht auf; sie zeigen im wesentlichen denselben Bau wie die Kerne der Giftzellen (siehe dort näheres), sind aber viel kleiner und kommen immer nur in der Einzahl vor. Im Sarc sind Gerüst und Sekretkörner zu unterscheiden. Das Gerüst besteht aus Fäden, die am besten an jugendlichen Zellen zu erkennen sind. Sie verlaufen, lose angeordnet, im wesentlichen längs und leicht gewunden; in verschleimten Zellen bilden sie, falls sie überhaupt zu unterscheiden sind, ein lockeres Maschenwerk. Das Sekret tritt in Form feiner Körnchen auf, die zunächst keine Affinität zu basophilen Anilinfarbstoffen oder zum Hämatoxylin zeigen, vielmehr erst bei der Reifung die charakteristische Mucinreaktion aufweisen, d. h. sich mit Toluoidin metachromatisch, blau mit einem Stich ins Rote, färben (NICOGLU). Die reifen Sekretkörnchen sind von geringer Grösse und werden ins Lumen des Drüsenbeutels (durch Gerüstkontraktion?) ausgestossen. An den Präparaten trifft man sie oft verschleimt, in ein homogenes Sekret aufgelöst, dessen färberische Reaktionen nur schwache sind.

Die Giftzellen (Eiweisszellen) enthalten ein acidophiles, grobkörniges Sekret, das durch Eosin intensiv rot, durch Eisenhämatoxylin schwarz, gefärbt wird. Auch hier entwickelt sich die charakteristische

Färbbarkeit erst nach und nach. Den Ausgangspunkt der Sekretbildung zeigen die Zellen der Ersatzkörper. Die Ersatzkörper entstehen durch Vermehrung der jugendlichen Zellen, welche an die Schaltzellen angrenzen; sie haben die Form eines Zapfens mit engem Lumen, der seitlich der Drüsenwand anliegt. Bald treten in den Zellen Sekretkörnchen auf und wachsen beträchtlich heran, wobei jedoch die gegen das Lumen des alten Drüsenkörpers hin gelagerten Zellen viel flacher und unansehnlicher erscheinen, als die vom Lumen abgewendeten. Die Zellen gleichen zunächst den jungen Schleimzellen beträchtlich, da sie ein längsfädiges Gerüst und kleine Sekretkörner, ohne die charakteristische Acidophilie, aufweisen. Nach und nach wachsen sie zu kolossalen Zellen (Leydig'sche Riesenzellen) heran, in denen kein Gerüst mehr unterscheidbar ist, die dagegen von grossen dicht gedrängt liegenden Sekretkörnern ganz erfüllt sind. Eine Membran bleibt immer deutlich unterscheidbar. Auch der Kern hat sich ausserordentlich vergrössert, zugleich durch direkte Teilung vermehrt, so dass in manchen Zellen auf einem Schnitte bis 7 Kerne zu zählen sind (Nicoglu). Die Kerne liegen der basalen Zellfläche an oder ihr genähert. Bei der Ausstossung des Sekretes werden sie gleichfalls mit ausgestossen und bilden in dem verflüssigten Sekrete die einzigen soliden Bestandteile.

Je nach der Intensität der natürlichen oder durch Reagentien hervorgerufenen künstlichen Verquellung der Sekretkörner in den Zellen ergeben sich mannigfaltige Bilder. Es verquellen nicht alle Zellen gleichzeitig, vielmehr sind es einzelne, die durch ihren riesigen Umfang vor den anderen auffallen. Strukturell sieht das Sekret gleichfalls äusserst verschieden aus. Ein grosses Sekretkorn kann in eine feinere Körnelung zerfallen; es kann aber auch mächtig anschwellen und dabei seine Färbbarkeit verlieren; dabei ist oft eine noch färbbare bläschenartige Wand vom hellen Inhalte zu unterscheiden. Durch Verklebung dieser Wandungen kommt es zur Ausbildung eines Pseudogerüsts in der Zelle, in dessen Maschen ein farbloses flüssiges Sekret vorliegt. — In dem Ausführungsgang und aus diesem vorragend trifft man auf den Präparaten oft Pfropfen homogenen Sekretes an.

Es kommen auch überreife Drüsen (Nicoglu) vor, die von abgestorbenen und zerfallenden Zellen erfüllt sind; hier blieb vermutlich die Entleerung, die auf Nervenreiz hin erfolgt, aus. Ein Ersatzkörper kann sich auch hier in seitlicher Lage vorfinden. Die Sekretkörner erscheinen eingeschrumpft als kleine leere Bläschen, die schliesslich ganz zerfallen, so dass die Zelle jetzt nur gerinnselartige Reste bildet.

Die Kerne sind rundlich, elliptisch oder länglich, gelegentlich auch unregelmässig, gestaltet und zeigen einen komplizierten Bau. Sie enthalten viererlei Substanzen: ein schwer zu unterscheidendes fädiges Gerüst, Nucleinkörner in wechselnder Verteilung und Anordnung, drittens eine grössere Anzahl rundlicher scharf begrenzter Nucleolen und viertens eine fein granuläre, schwach färbbare, Substanz (Lanthanin Heidenhains), welche meist die Lücken zwischen den anderen Teilen ganz ausfüllt. Das Gerüst unterscheidet man am besten an teilweis geschrumpften Kernen, wo Nucleom, Nucleolen und Granulation zu einem dichten Klumpen zusammengedrängt liegen. Das Nucleom ist in der Hauptsache in dicken Strängen

angeordnet, die nicht selten eine bipolare Orientierung (Nicoglu) aufweisen.

Die Muskelfasern des Drüsenkörpers bilden eine dünne, nicht geschlossene, Schicht glatter Fasern, die meridional verlaufen; sie zeigen deutlich ihren Aufbau aus Myofibrillen. Flache Kerne liegen an der Innenseite, unmittelbar den Drüsenzellen an. Die Fasern treten besonders deutlich an kontrahierten Drüsen hervor. Distal haften sie an den Rosettenzellen fest und gewinnen dadurch einen Stützpunkt für die Kontraktion, welche auf spez. Reiz hin zur momentanen heftigen Ausstossung des Sekretes führt. Die Muskelfasern sollen epidermalen Ursprungs sein und sich gleich den Drüsenzellen von der Basalschicht ableiten (?).

Am günstigsten für die Untersuchung der Sekretbildung sind die jungen Drüsen von Larven, die unmittelbar vor der Metamorphose stehen. Die Giftdrüsen funktionieren bereits; man trifft nebeneinander Zellen geringen Umfangs (Fig. 597), in denen die Sekretkörner als sehr kleine, rasch an Grösse zunehmende, Punkte auftreten, und umfangreiche Zellen mit grossen Körnern oder auch ohne solche, die also bereits Sekret ausgestossen haben. In den ersteren ist das Zellgerüst, besonders im basalen Teil, deutlich längsfädig ausgebildet; in den letzteren bildet es Maschen verschiedener Weite. An den Maschen treten bereits wieder feine Sekretkörner auf, wodurch erwiesen wird, dass die Zelle nicht nach der ersten Sekretion sofort zu Grunde geht, sondern erst später, nachdem auch die Kerne reichliche Vermehrung erfahren haben. Auch die Entwicklung der Kerngranulation, die wohl ein Zerfallsprodukt des Nucleoms vorstellt, und der Nucleolen erfolgt erst später.

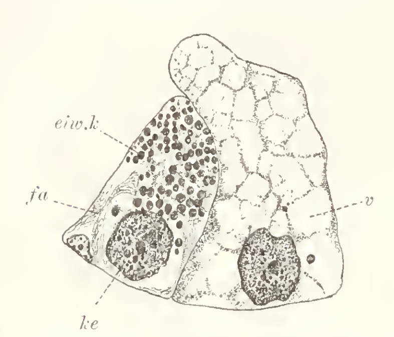


Fig. 597. *Salamandra maculosa,* alte Larve, Eiweisszellen einer Giftdrüse. *v* Vakuolen nach Entleerung der Sekretkörner (*eiw.k*), *fa* Fäden des Sarcs, *ke* Giftzellkern; daneben der Kern einer Muskelfaser.

Rückenmark.

Das Rückenmark hat auf dem Querschnitt (Fig. 598) die Form einer liegenden Ellipse mit mässig tiefer Einziehung in der ventralen Medianlinie (Sulcus ventralis), während dorsal die Kontur fast flach verläuft. Im Centrum des Schnitts, ein wenig ventralwärts davon, liegt der kleine Centralkanal in Form einer aufrecht stehenden Ellipse. Er enthält die sog. Reissner'sche Faser (siehe unten). Die ihn umgebende graue Substanz bildet eine Kreisfläche, in welcher der Kanal excentrisch, der ventralen Seite genähert, liegt. Sie setzt sich dorsal in schmaler Verlängerung bis zur Peripherie fort. Der Kanal wird von Stützzellen (sog. Ependymzellen) begrenzt, die sich unscharf in eine ventrale, eine dorsale und 2 breite laterale Gruppen verteilen. Die übrigen Elemente der grauen Substanz sind Nervenzellen, von denen besonders grosse an der Grenze zur weissen Substanz (Randzellen) auffallen; auch Hüllzellen kommen vor. Durch die Stützfasern wird ein lockeres, aber

deutliches, dorsales und ein ventrales Septum gebildet; die Fasern der lateralen Zellen sind weniger leicht zu verfolgen, verlaufen aber sämtlich auch bis zur Peripherie.

Die weisse Substanz enthält myelinscheidige Nervenfasern und Verzweigungen derselben; ferner Stützfasern und Hüll-

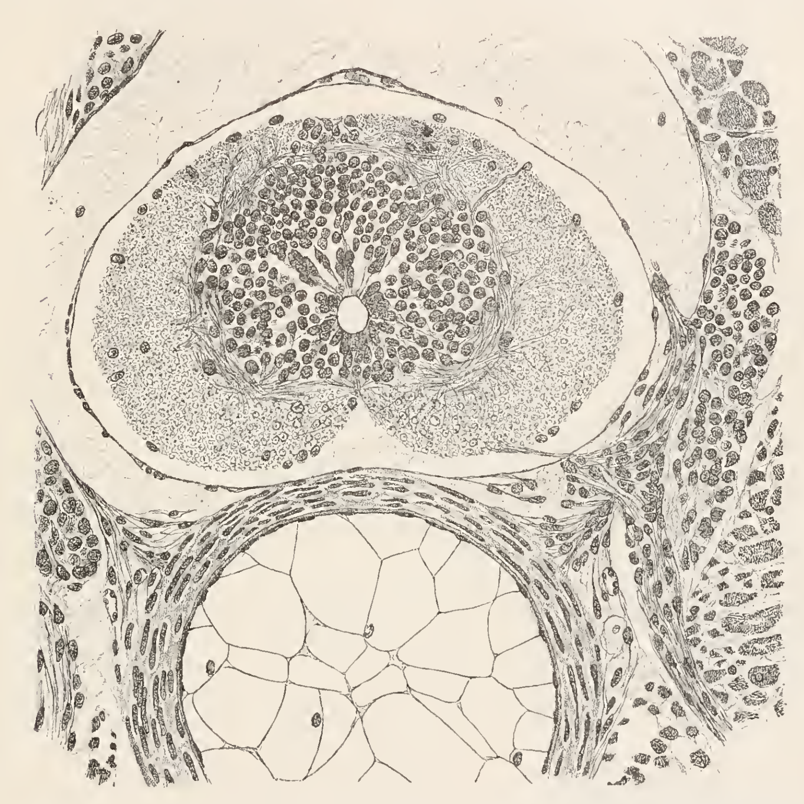


Fig. 598. *Salamandra maculosa*, Larve; Chorda, Rückenmark und Umgebung. Chorda mit Blasengewebe, Epithel und Scheide, vom intervertebralen Knorpel umgeben; darüber das Rückenmark mit Centralkanal, grauer und weisser Substanz, umgeben von Pia und Dura Mater, beide dicht aneinander gefügt; im Umkreis der Epiduralraum; rechts ventrale und dorsale Wurzel, letztere nicht mit Mark in Zusammenhang, ins Spinalganglion eintretend, von diesem der ventrale Teil des Spinalnerven ausgehend; daneben Rückenmuskel.

zellen. Während dorsal beide Hälften der weissen Substanz scharf gesondert sind, stehen sie ventral in schmalem Zusammenhang (weisse Kommissur). Jede Hälfte gliedert sich wieder durch Züge von Stütz- und Hüllsubstanz in einen kleinen dorsalen Strang, von welchem lateral und segmentweise die dorsalen Nervenwurzeln entspringen, in einen umfangreichen lateralen Strang, der bis zu den ventralen Nervenwurzeln reicht, und in einen ventralen, im übrigen nicht scharf abgesonderten, Strang, der in die Kommissur übergeht. Im ventralen Strange jederseits fällt nahe an der grauen Substanz der Querschnitt einer besonders grossen Nervenfaser (Mauthner'sche Faser) auf. Der periphere Randsaum der weissen Substanz ist arm an Nervenfasern und besteht vorwiegend aus Hüllgewebe und aus den fussartigen Enden der Stützzellen.

Zu erwähnen bleibt ferner noch, dass von der Pia mater aus Blutkapillaren radial in das Mark, und zwar bis in die graue Substanz, eindringen. Sie sind von zarten Lamellen von Bindesubstanz umscheidet.

Die so einfache Beschaffenheit des Rückenmarkquerschnittes ist ein allgemeiner Charakter der Urodelen; doch liegen bei der Larve die Verhältnisse besonders primitiv. Ventrale und dorsale Hörner, die beim erwachsenen Salamander spurenhaft angedeutet sind, fehlen hier noch vollständig; bei den Anuren sind sie gut entwickelt.

Stützgewebe. Das Stützgewebe besteht, wie es scheint, allein aus Stützzellen; Gliazellen sind nicht sicher nachweisbar. Die Stützzellen zeigen einen schlanken Zellkörper mit länglichem Kern, der in verschiedener Entfernung vom Centralkanal liegt; basal ziehen sie sich in eine zarte Stützfaser aus, die bei den Zellen der lateralen Gruppe sich an der Grenze zur weissen Substanz in feinere Fasern teilt (v. Gehuchten). Alle Fasern inserieren an der Pia mater; sie lösen sich am Zellkörper in zarte Fäden auf, die am Kanale eine feine körnige Anschwellung (Basalkörner) zeigen und jenseits derselben sich in die vorhandenen hinfälligen Wimperbüschel fortsetzen dürften. Die Summe der vorhandenen Körner bedingt bei Eisenhämatoxylinfärbung eine dunkle Einfassung des Kanallumens (Limitans); eine echte Cuticula fehlt. Schlussleisten treten in der Höhe der Limitans scharf hervor. Die Kerne sind von dicht verteiltem Nucleom erfüllt. Wo der Kern vom Kanal beträchtlicher entfernt ist (dorsale Gruppe), erscheint der distale Zellabschnitt faserartig verdünnt und schwärzt sich leicht. Die Stützfasern sind am besten an der ventralen Gruppe, am schwierigsten an den lateralen Gruppen, wo sie sich dichotom nahe am Zellkörper verzweigen, bis zur Peripherie zu verfolgen; ihr Verlauf ist hier leicht geschlängelt, im ersteren Falle völlig gestreckt. An der Pia mater enden die Fasern mit leicht schwärzbarem kegelförmigen Fusse. Die Zellen enthalten nicht selten mit Osmiumsäure sich schwärzende Fettkörner verschiedener Grösse. Mitotische Teilungsstadien kommen gelegentlich vor.

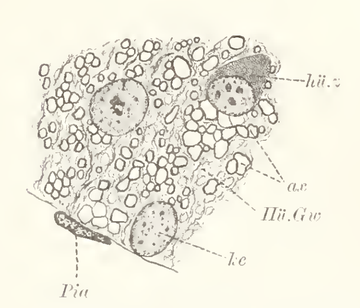


Fig. 599. *Salamandra maculosa*, Larve, Randsaum der weissen Substanz des Rückenmarks. *ax* Axone, *Hü.Gw* Hüllgewebe, *kc* Kern einer unscharf begrenzten Hüllzelle, *hü.z* teilweis scharf begrenzte Hüllzelle, *Pia* Zelle der Pia Mater.

Hüllgewebe. Das Hüllgewebe erscheint auf dem Querschnitt des Marks als zartes Reticulum, welches in erster Linie die Verpackung der Nervenfasern bewirkt. Es ist sehr schwer sich eine genauere Vorstellung vom Bau dieses, dem *Amphioxus* und auch *Ammocoetes* (ob völlig?) fehlenden, Gewebes zu machen. Die zugehörigen Zellen finden sich sowohl in der weissen als in der grauen Substanz, besonders häufig im peripheren Randsaum. Nicht selten zeigen sie kolbige Form (Fig. 599). Der Kern nimmt das dicke Ende ein und erscheint meist gegen das andere hin leicht eingebuchtet. Das Sarc ist dicht struiert, und färbt sich mit Säurefuchsin dunkelrot. Der Form nach erinnern die Zellen an Nervenzellen; indessen kommen in der weissen Substanz keine

Nervenzellen vor und das Sarc letzterer ist im Rückenmark überall von heller, lockerer Beschaffenheit, was vor allem für die Fortsätze gilt. Ferner ist der dunkle Kolbenstiel selten auf eine grössere Strecke, manchmal jedoch ziemlich weit, zu verfolgen und löst sich früher oder später in das erwähnte Reticulum auf. Bei den peripher gelegenen Zellen wendet sich der Fortsatz meist centralwärts. Viele Zellen zeigen, durch mehrere Schnitte verfolgt, dass sie zwei oder auch drei Fortsätze besitzen, die sich alle bald auflösen; der Kern lässt dabei noch weitere Einbuchtungen, wenn auch nicht immer, erkennen, ist also undeutlich gelappt. Bei anderen Zellen ist zwar noch eine Ansammlung dichten Sarcs am Kern vorhanden, dieses löst sich aber ohne Bildung eines längeren Fortsatzes in feinere unregelmässig (?) verteilte Aestchen auf; wiederum andere, allerdings seltene, Zellen zeigen den Kern anscheinend direkt in das Reticulum eingelagert. Mit Immersion sieht man in den Kolbenfortsätzen dicht gedrängt ziehende Fäden, die auch an derberen Fasern des Reticulums gut zu unterscheiden sind. Manche Zellen sind mit Fettkörnern verschiedener Grösse beladen; solche Körner, einzeln oder in Gruppen, finden sich auch im Reticulum verstreut.

Zum Hüllgewebe gehören die Myelinscheiden der Nervenfasern. Genannte Scheiden schwärzen sich mit Osmiumsäure und erscheinen an entsprechenden Präparaten als homogene dunkle Ringe in Umgebung quergetroffener Nervenfasern, diesen innig anliegend. Gelegentlich ist ihnen ein grosses Fettkorn, derart wie sie im Reticulum oder in den Zellkörpern vorkommen, eingelagert, so dass der Schluss nahe liegt, dass der Fettgehalt des Myelins (siehe sogleich näheres) von den Hüllzellen produziert wird. Zweifellos stellt er kein Produkt der Nervenfasern (mit Wlassak) vor, wofür auch die Befunde an den Crustaceen und an *Lumbricus* (siehe die entsprechenden Kapitel; siehe ferner auch bei Säugern) Zeugnis ablegen. Das Fett repräsentiert jenen Bestandteil des Myelins, der zuerst embryonal auftritt; Lecithin, das auch durch Osmiumsäure nachgewiesen werden kann, Protagon, zu dessen Nachweis die Weigertsche Myelinscheidenfärbung nötig ist, und Cholestearin, das mikrochemisch überhaupt nicht nachgewiesen werden kann, treten erst später auf (Wlassak). Alle genannten Substanzen repräsentieren insgesamt das sog. Myelin, das als Produkt spezifischer Trophochondren der Hüllzellen aufzufassen ist.

Fädige Strukturen sind in den Scheiden bei den Larven nicht mit Sicherheit zu erkennen (siehe jedoch bei Säugern). Der Zusammenhang mit dem Reticulum ist ein inniger und gelegentlich schmiegen sich auch Zellen der beschriebenen Art so dicht an die Myelinscheiden an, dass sie, besonders wenn sie Fett enthalten, ohne weiteres als Bildnerinnen der letzteren erscheinen.

Das Hüllgewebe, dessen Zellen gelegentlich mitotische Teilungsfiguren zeigen, ist mesodermalen Ursprungs, wie sich mit voller Sicherheit nachweisen lässt. Zunächst ist zu betonen, dass die meisten Hüllzellen peripher, einzeln oder in Gruppen, liegen. Man kann ferner direkt die Einwanderung aus der Pia mater beobachten. In dieser finden sich einzelne Zellen, die als embryonale Bindezellen zu bezeichnen sind und durchaus gewissen Elementen gleichen, wie sie im dermalen Bindegewebe (siehe das betreffende Kapitel) vorkommen, und, bis auf geringe Entwicklung der Fortsätze, auch

mit den Hüllzellen übereinstimmen. Sie durchbrechen die sehr zarte Limitans externa, welche sich zwischen den Basen der Stützfasern ausspannt und als Bildung derselben aufzufassen ist. Wie es scheint wandern sie vor allem in Begleitung der Blutkapillaren und an den Nervenwurzeln ein.

Nervengewebe. Die weitaus meisten Nervenzellen sind der Grösse nach von den Stütz- und Hüllzellen wenig verschieden, was sich aus dem jugendlichen Zustand der Tiere erklärt. Im Umkreis des Kernes ist spärlich helles Sarc mit wenigen eingestreuten Körnern vorhanden; einseitig zieht sich der Zellleib in einen relativ dicken hellen Fortsatz aus, der feine Längsfibrillen enthält. Durch ihr helles Aussehen charakterisiert sich die Nervenzelle gegenüber den Stütz- und Hüllzellen (siehe vor allem bei letzteren). In den Nervenfasern der weissen Substanz ist eine Körnelung nicht nachweisbar und um so deutlicher treten die leicht geschlängelt verlaufenden Neurofibrillen hervor. Am schärfsten finden sich alle Strukturen ausgeprägt bei den grossen Randzellen, welche eine Menge Dendriten in die weisse Substanz und einen Axon in die ventralen Wurzeln senden. Der Kern zeigt die bekannte Struktur (siehe Epiderm).

Ein besonders instruktives Untersuchungsobjekt sind (Fig. 600) die 2 Kolossalzellen, die in der Hörregion im verlängerten Marke gelegen sind und deren Axone die Mauthnerschen Fasern darstellen. Sie zeigen eine Menge dicker Dendriten, die nach allen Seiten vom länglichen, quer gelagerten, Zellkörper abgehen und sich unter reicher Verästelung über ein grosses Gebiet ausbreiten. Das Sarc des Körpers und genannter Fortsätze ist deutlich längsfibrillär struiert und zeigt zwischen den Fibrillen schlanke spindelförmige, färbbare Körner (Neurochondren oder Nissl'sche Körner) von verschiedener Grösse. Die grösseren Körner erweisen sich wieder aus kleinen Körnchen zusammengesetzt. Im Axon, der gleichfalls sehr deutlich die Fibrillen zeigt, fehlen die Körner. Er verbleibt im Marke, das er der ganzen Länge nach durchzieht, in seinem Verlaufe Lateralen abgebend; somit stellt er einen sensorischen Axon und die zugehörige Zelle eine Schaltzelle vor. Wie bei allen Axonen lässt sich auch hier eine leichte Volumzunahme der Faser beim Eintritt in die weisse Substanz nachweisen. Die Myelinscheide (siehe Hüllgewebe) beginnt in einiger Entfernung vom Ursprung der Faser.

Fig. 600. *Salamandra maculosa*, Larve, kolossale Nervenzelle der Acusticusregion (sog. Mauthnersche Zelle). *ke* Kern, *n.fi* Neurofibrillen, *den* Dendriten, *ax* Axon, *My.Sch* Myelinscheide.

Nach van Gehuchten sind im Rückenmark bei Behandlung nach Golgi motorische und sensorische Zellen zu unterscheiden. Die motorischen Zellen liegen ventral; zu ihnen sind vor allem die sog. Randzellen zu rechnen, welche an der Grenze von grauer und weisser Substanz (graue Randzone) liegen, von ansehnlicher Grösse sind und mächtige Dendriten besitzen, die in der Randzone dorsalwärts aufsteigen und zahlreiche Zweige in die weisse Substanz ab-

geben, wo sie sich verästeln. Der Axon entspringt entweder direkt von der Zelle oder vom Dendrit (gemischter Fortsatz) und läuft zu einer ventralen Wurzel, vielleicht Lateralen nahe an seinem Ursprung abgebend. Von den sensorischen Zellen sind die auswärts gelegenen bipolar, die dem Kanal benachbarten unipolar; auch sie besitzen reiche dendritische Verzweigungen, die in die weisse Substanz einstrahlen, und einen Axon, der in eine longitudinale Faser der Seitenstränge umbiegt und hier in seinem Verlaufe Lateralen abgiebt, die nicht in die graue Substanz eindringen. Manche sensorischen Axone begeben sich durch die weisse Kommissur in die andere Markhälfte; bevor sie in die Kommissur eintreten, teilen sie sich gewöhnlich in zwei Fasern, deren eine in derselben Markhälfte bleibt, welcher die Zelle angehört. Die ganz dorsal gelegenen Zellen sind auch sensorischer Natur; der Axon teilt sich in einen auf- und einen absteigenden Ast.

Die Dorsalstränge der weissen Substanz werden von den sensiblen Axonen der Spinalganglienzellen gebildet, die durch die dorsalen Wurzeln eindringen und sich beim Eintritt **T** förmig in einen auf- und absteigenden Ast gabeln. Von beiden entspringen Lateralen, die aber nicht, wie bei den Säugern (siehe dort), zum Teil bis zu den motorischen Zellen verfolgt werden konnten.

Spinalganglien und Nervenwurzeln.

Die Spinalganglien liegen segmental neben dem Rückenmark, ausserhalb der Dura Mater und an der vorderen Segmentgrenze. Sie stellen längliche, seitlich abgeplattete, Körper vor, in welche an der medialen Fläche die Nervenwurzeln, von oben her die dorsale, von unten her die ventrale, einstrahlen. Die Nervenfasern beider Wurzeln durchsetzen das Ganglion und treten in drei Nerven aus, die insgesamt als Spinalnerv der betreffenden Segmenthälfte zu bezeichnen sind, wenngleich auch ihre Ursprünge äusserlich am Spinalganglion weit getrennt liegen. Es ist zu reden von einem dorsalen, lateralen und ventralen Teil des Spinalnerven. Der laterale Teil, der ziemlich hoch entspringt, ist der schwächste. Er tritt in das vordere Myoseptum ein und verläuft hier peripheriewärts. Der dorsale steigt an der Innenfläche der Muskulatur empor; der ventrale, welcher der stärkste ist, zieht in entgegengesetzter Verlaufsrichtung nach unten, verbleibt zunächst, dicht dem intervertebralen Knorpel angelagert, im Bindegewebe, durchbricht dann, in sanftem Bogen nach auswärts biegend, die Muskulatur und verläuft darauf wieder einwärts von derselben, dem Peritoneum benachbart. Auf weitere Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.

Im Spinalganglion sind die Nervenfasern vorzugsweise central und an der medialen Fläche angeordnet, während die übrigen Bezirke von den Nervenzellen eingenommen werden. Die Zellen stehen nur in Beziehung zur dorsalen Wurzel. Sie unterscheiden sich von den Nervenzellen des Markes durch intensive Färbbarkeit, die sich aus der Anwesenheit meist feiner Körner (Neurochondren) ergiebt. Der Form nach sind die Zellen unipolar (van Gehuchten); bi- und multipolare sollen bei Froschlarven (Disse) vorkommen. Bei den unipolaren Zellen teilt sich der Fortsatz bald in einen zum Mark ziehenden und einen von der Peripherie kommenden Axon, ist also gemischter Natur

(siehe weiteres über Spinalganglienzellen beim Kaninchen). Die Nervenzellen werden von Hüllgewebe umscheidet.

Die Nervenwurzeln entspringen von der dorsalen und ventralen Fläche des Markes, am vorderen Rande der Segmente. Sie wenden sich ein wenig nach rückwärts und direkt lateralwärts und treten in die Spinalganglien ein. Die dorsale Wurzel ist schwächer als die ventrale und enthält feinere Fasern (siehe Rückenmark). Jede Faser ist von der kompliziert gebauten Axonscheide umgeben, über deren feineren Bau bei Säugern genauer berichtet wird.

Retina (*Rana esculenta*).

Ein besonders günstiges Untersuchungsobjekt bildet die Retina des Froschauges. Die Retina stellt ein hohes einschichtiges Epithel mit eingelagerten Nervenzellen und Nervenfasern vor, das sich von einer Ausstülpung der Seitenwand des Zwischenhirns ableitet. Die Ausstülpung hat zunächst Blasenform; später, bei Anlage der Linse, stülpt sich die Vorderwand der Augenblase ein, bis sie unmittelbar die Rückenwand berührt (Augenbecher). Die erstere entwickelt sich zur Retina, die letztere zum Pigmentepithel, das die ursprüngliche einfache Beschaffenheit wahrt. Aus dieser Anlage vom Gehirn aus erklärt sich die inverse Lage der perceptorischen Retinaelemente, welche nicht gegen die Linse, wie im Cephalopodenauge, sondern gegen das Pigmentepithel hingewendet sind. Der Lichtstrahl muss zuerst die Zellkörper durchlaufen, ehe er zu den Stäbchen und Zapfen gelangt (siehe auch das *Pecten*auge). Aus der mit der Becherbildung gleichzeitigen Entstehung des Augenspaltes erklärt sich ferner, dass der aus dem Blasenstiel hervorgehende Sehnerv Retina und Pigmentepithel scheinbar durchbricht (blinder Fleck der Retina).

Von epithelialen Elementen enthält die Retina (Fig. 601) zweierlei Zellen: Stützzellen und Sehzellen. Nur die ersteren durchsetzen die ganze Dicke des Epithels (Müller'sche Stützfasern), die andern liegen im distalen Bereich. Die Nervenzellen und Nervenfasern verteilen sich sehr regelmässig im basalen und mittleren Epithelbereich. Ganz basal breiten sich die Opticusfasern und unmittelbar darüber die zugehörigen Nervenzellen aus (Opticusfaser- und Opticuszellschicht). Darüber folgen drei Schichten, welche die Ausbreitungsgebiete der Opticuszellen, der Sehzellen und einer zweiten Art von Nervenzellen (Retinazellen), die sich zwischen Opticus- und Sehzellen einschalten, enthalten. Die untere, dicke Schicht (inneres Neuropil) umfasst allein Fortsätze der Opticus- und Retinazellen. In der mittleren, etwa gleich dicken, Schicht (Retinazellschicht) liegen die Retina- und auch vereinzelte Opticuszellen; hier finden sich ferner auch die Kerne der Stützzellen. Die obere dünne Schicht (äusseres Neuropil) enthält die effektorischen Fortsätze der Sehzellen, sowie die receptorischen Fortsätze der Retinazellen. Ferner unterscheidet man an der Retina als Limitans interna ein dünnes basal gelegenes Häutchen, das sich von den Stützzellen ableiten soll und deren Fussenden verbindet, und als Limitans externa die distale Grenzschicht der Stützzellen, die von den perceptorischen Apparaten der Sehzellen (Stäbe und Zapfen) durchbrochen wird. Die Stäbe und Zapfen berühren das Pigmentepithel, das sehr zarte pigmentführende Fortsätze zwischen sie vorsendet.

S t ü t z z e l l e n. Die Stützzellen zeigen einen breiten Fuss, welcher, in Berührung mit denen der Nachbarzellen, der dünnen Limitans interna aufsitzt; er verschmälert sich rasch zu einer kräftigen Faser,

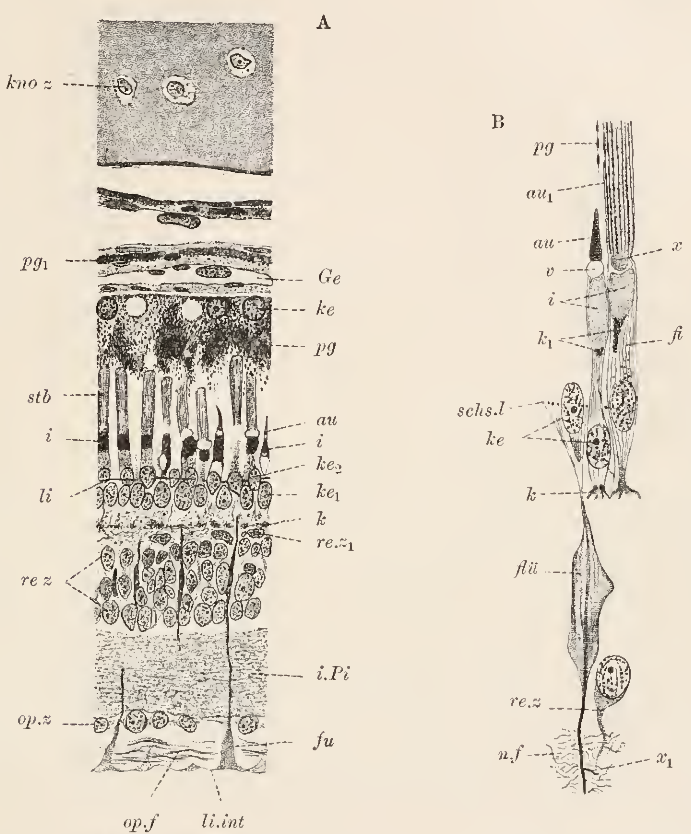


Fig. 601. *Rana esculenta*, A u g e, A S t ü c k d e r R e t i n a u n d U m g e b u n g, B R e t i n a e l e m e n t e. *kno.z* Knorpelzelle der Sklera, pg_1, *Ge* Pigment und Gefäss der Chorioidea, *ke*, *pg* Kern und Pigment des Pigmentepithels, *stb* Stab, *au* Aussenglied eines Zapfens, au_1 desgl. von einem Stab, an dem die Neurofibrillen (*fi*) und die homogene Füllmasse (*x*) dargestellt sind, *v* Vakuole, *i* Innenglieder, k_1 Körner unter denselben, *ke* Sehzellkerne, ke_1 von einer Zapfenzelle, ke_2 von einer Stabzelle, *k* körnige Einlagerung an der Sehzellbasis, *schs.l* Schlussleistenkörner, die insgesamt die Limitans (*li*) bilden, *flü*, *fu* Flügel und Fuss der Stützfasern, *re.z* Retinazellen, $re.z_1$ desgl., am äusseren Neuropil angelagert, *i.Pi* inneres Neuropil, *n.f* Nervenfasern, x_1 desgl., mit einer Stützfaser verklebt, *op.z* Opticuszellen, *op.f* Opticusfasern, *li.int* Limitans interna.

welche leicht bis in die Sehzellschicht bei Eisenhämatoxylinschwärzung zu verfolgen ist, in der Retinazellschicht sich flügelartig verbreitert und hier den Kern angefügt zeigt, in der Sehzellschicht aber undeutlich wird. Sie breitet sich hier zart membranartig zwischen den Sehzellen aus, mehrfache Flügel bildend, die bis zur Limitans externa aufsteigen und an dieser auslaufen. Die distale Endfläche, die ein gleich grosses Gebiet, wie der breite Fuss, umspannen dürfte, erscheint daher durch die dicht gedrängt liegenden, in die Stützzelle eingesenkten, Sehzellen in feine Rahmen umgewandelt; sie besteht gewissermaassen nur aus Konturen; eine eigentliche geschlossene breite Endfläche fehlt

ganz. Das Rahmenwerk wird durch Schlussleisten, die die Limitans eigentlich allein repräsentieren, scharf markiert.

Die Faser selbst besteht in allen ihren Abschnitten aus feinen Längsfibrillen, die besonders deutlich am Fusse, wo sie divergierend auseinandertreten, ferner an der mittleren Verbreiterung und an den distalen Flügeln unterscheidbar sind. Sie haben den Charakter echter Stützfibrillen; seitliche Fortsätze fehlen der Faser durchaus. Wenn solche auch an geschrumpften oder nach Golgi behandelten Retinae durch anhaftende nervöse Fasern vorgetäuscht werden, so zeigt doch gut gelungene Eisenhämatoxylinschwärzung eine völlig glatte Kontur bei oft leicht welligem Verlaufe. Nur in der Retinazellschicht finden sich seitliche Vorsprünge an der hier plattenartig verbreiterten Faser; aber auch diese Vorsprünge ziehen sich nicht in längere Fortsätze aus, sondern enden stumpf, ja, günstige Zellen zeigen die eintretenden Fibrillen in den Winkeln um- und wieder in den ursprünglichen Längsverlauf zurückbiegen. — Der längliche Kern liegt der Platte an- und auch eingefügt. Er enthält reichlich Nucleom und einen kleinen Nucleolus.

Auch an gut geschwärzten Präparaten der Kaninchenretina konnte festgestellt werden, dass keinerlei seitliche Fortsätze von den glatten starren Müller'schen Stützfasern abgehen.

Sehzellen. Man unterscheidet Stab- und Zapfenzellen. Die Stabzellen beginnen mit breitem Fusse am äusseren Neuropil, in dessen oberste Zone (Cajal) sie eine Anzahl feiner kurzer Fortsätze abgeben. Sie verdünnen sich rasch bis zur Kernregion, welche in der Höhe der Limitans externa gelegen ist; der elliptische Kern liegt zum Teil ausserhalb dieser und wird seitwärts nur von einer dünnen Sarchülle umgeben. Oberhalb des Kernes bewahrt die Zelle ihren Durchmesser und geht in geringer Entfernung ohne scharfe Grenze über in den Sehstab, welcher den gleichen Durchmesser besitzt und abgerundet endet. Der Stab ist ungefähr ebensolang wie der Zellkörper. Es besteht aus dem kurzen Innenglied und dem etwa viermal so langen Aussengliede, welches Sitz des Sehpurpurs ist.

Neben den grossen Stäben mit rotem Aussengliede kommen in viel geringerer Anzahl sog. keulenförmige Stäbe mit grünem Aussengliede vor. Die basalen Fortsätze der zugehörigen Zellen dringen in die tiefste Zone des äusseren Neuropils vor (Cajal); der Kern liegt basal. Ueber ihm verjüngt sich die Zelle fadenartig und ragt weit über die Limitans externa, meist bis in die Höhe des Aussengliedes der roten Stäbe, vor. Unter dem zugehörigen kurzen Innengliede erweitert sich die Zelle keulenartig; das längere Aussenglied endet in gleicher Höhe wie die roten Stäbe.

Die Zapfenzellen zeigen den Kern gleichfalls basal, nahe am Neuropil, gelegen und den Zellkörper distal verdünnt; bei den Zellen mit sehr kleinen Zapfen verdickt er sich jenseits der Limitans zu einer dünnwandigen länglichen Blase, bei den Zellen mit grösseren Zapfen bewahrt er den gleichen Durchmesser bis unmittelbar an den schlanken Zapfen. An diesem ist ein voluminöses Innenglied von einem kurzen schmal kegelförmigen Aussengliede zu unterscheiden. Im Innenglied liegt distal bei vielen Zapfen eine rotbraune Fettkugel. Die basalen kurzen Zellfortsätze dringen in die mittlere Zone des äusseren Neuropils (Cajal) ein.

Das Sarc der Sehzellen ist zart längsfädig struiert; wir haben die leicht geschlängelt verlaufenden Fäden als Neurofibrillen aufzufassen. Bei allen Sehzellen findet sich basal eine dunkle unregelmässig begrenzte körnige Masse ins Sarc eingelagert, dicht über der Abgangsstelle der Wurzelfortsätze. Zunächst seien die Stabzellen betrachtet. In der Kernregion verlaufen die Neurofibrillen im dünnen Sarcmantel. Ueber dem Kern, der einen Nucleolus enthält, verteilen sie sich wieder, wobei oft eine dünne membranartige Randzone von einer inneren lockeren Fibrillengruppe gesondert erscheint. Gegen das Innenglied des Stabes hin sammelt sich die Fibrillengruppe auf der einen Zellenseite und scheint am Innengliede selbst ganz in die Membran einzugehen.

Im Innern des Innengliedes liegt ein sog. Ellipsoid, eine homogene, intensiv mit Säurefuchsin und Eisenhämatoxylin sich färbende, Füllmasse, die oft in Körner zerfallen ist. Sie hat die Form einer hohen Linse mit proximaler konvexer und distaler ebener Fläche. Nicht selten ist sie geschrumpft und liegt dann wie in einer hellen Blase, deren Wandung die Neurofibrillen enthält. Basalwärts fügt sich ihr auf der Seite, welche von dem Fibrillenbündel frei bleibt, eine zapfenförmige Ansammlung von Körnern an, die sich mit Hämatoxylin blau färbt. Diese Körner schliessen so dicht an das Ellipsoid an, dass es den Anschein hat, als leitete sich letzteres von der blauen Körnelung, unter Veränderung der färberischen Qualität derselben, ab. Dafür spricht auch die allerdings auf die Zapfen sich beziehende Angabe Birnbacher's, gemäss welcher das Ellipsoid bald acidophil, bald basophil, ersteres bei mangelnder Belichtung, letzteres bei Belichtung, sein soll. Blau sich färbende Körner liegen auch vereinzelt zwischen den Fibrillen oberhalb des Kernes.

Am Aussengliede sind die Neurofibrillen allein auf eine periphere Zone beschränkt; das Innere wird ausgefüllt von einer homogenen, elastischen, nur schwach mit Säurefuchsin und Eisenhämatoxylin sich färbenden, scharf begrenzten, Masse (Achsenstab), die leicht in quere Blättchen zerfällt. An geschrumpften Stäben sieht man zwischen dem Achsenstabe und dem Ellipsoid des Innengliedes eine Vakuole, in deren Wandung die Fibrillen verlaufen; der Achsenstab ragt wie ein kurzer Zapfen in diese Vakuole vor. Die Neurofibrillen erscheinen am Aussenglied verändert. Sie verlaufen völlig gestreckt in langgezogenen, kaum merkbaren, Spiralen parallel nebeneinander bis zum Gliedende, wo sie auch endigen, und erscheinen durch Anlagerung des Sehpurpurs (?), einer mit Säurefuchsin und Eisenhämatoxylin sich färbenden Substanz, verdickt. Als normaler Zustand dürfte eine gleichmässige Umkleidung der Fibrillen zu betrachten sein; meist sieht man letztere aber streckenweise frei verlaufen, als zarte, nur schwach färbbare, Linien. Es kommt vor, dass der färbbare Mantel aller Aussengliedfibrillen in gleichen Intervallen unterbrochen ist; die Aussenglieder erscheinen dann quergestreift. Oberflächlich sind sie in der Längsrichtung leicht kannelliert; in den seichten Austiefungen verlaufen die pigmentführenden, äusserst feinen, Fortsätze der Zellen des Pigmentepithels; die Vorsprünge selbst entsprechen den Fibrillen.

Die keulenförmigen Stäbe entbehren im Aussengliede eines Achsenstabes; die leicht sich schwärzenden Neurofibrillen durchsetzen hier die ganze Dicke des Gliedes, sich stark und vielleicht regelmässig spiralig windend. Im lang ausgezogenen stielartigen und distal

geschwellten Zellende sind die Neurofibrillen gut zu erkennen. Unmittelbar unterhalb des kurzen Innengliedes liegen blau sich färbende Körner zwischen den Fibrillen. Das Innenglied birgt innerhalb einer dünnen Membran, welche die Neurofibrillen enthält, das Ellipsoid als kurzen plankovexen linsenförmigen Körper. Selten beobachtet man zwischen diesem und dem Aussengliede eine Vakuole, aus deren Wandung dann die Neurofibrillen in das Aussenglied übertreten.

Von den Zapfenzellen enthalten die kleinsten im distalen Sarc eine grosse längliche Vakuole, deren Wandung die Neurofibrillen birgt. Letztere häufen sich vor allem auf einer Seite der Vakuole an, die zarte Wandung hier verdickend. Im relativ langen Innengliede findet sich ein langgestreckt linsenförmiges Ellipsoid von der gleichen Beschaffenheit wie in den Stäben, jedoch oft noch mit einer rotbraunen Fett(?)-Kugel ausgestattet (Hoffmann); zwischen das Ellipsoid und das kurze schmale Aussenglied schiebt sich eine kleine runde Vakuole, deren Wand die Neurofibrillen zeigt. Diese dürften sich im Aussenglied in Windungen legen.

Nach Bernard sollen die Zapfen Jugendstadien der Stäbe vorstellen, wogegen jedoch der Mangel echter Uebergangsstadien spricht.

Bei Veränderung der Belichtungsintensität verändern die Stäbe und Zapfen ihre Form und zwar verkürzen sich bei verstärkter Intensität die Innenglieder (wohl richtiger die distalen Zellenden oder die Zellen in toto, wofür spricht, dass die Kerne der Stabzellen nicht immer gleichweit über die Limitans externa hervorragen). Nur die eingelagerten Fibrillen sind für diese Verkürzung verantwortlich zu machen, so dass ihnen also neben dem Vermögen der Reizleitung auch Kontraktilität zugeschrieben werden muss.

Nervenzellen (Fig. 602). Alle Nervenzellen, welche einen Axon in die Opticusfaserschicht senden, sind als Opticuszellen den übrigen, deren Ausbreitung sich auf die mittleren Retinaschichten beschränkt, den Retinazellen, gegenüber zu stellen. Erstere sind Schaltzellen erster, Letztere zweiter Ordnung. Wir finden Opticuszellen in einfacher Lage in der Opticuszellschicht, vereinzelt aber auch am unteren Saume der Retinazellschicht (Dogiel). Ausser dem Axon, der einer Myelinscheide entbehrt — eine solche fehlt überhaupt den Nervenfasern der Retina durchaus —, giebt es noch einen, zwei oder viele Dendriten, die sich im inneren Neuropil, und zwar entweder in einer oder in mehreren Zonen desselben, aufzweigen. Die Opticuszellen sind durchnittlich etwas grösser als die Retinazellen. Es wurden in ihnen Centrochondren und Neurofibrillen nachgewiesen. Im übrigen kann hier auf den feineren Bau der Opticus- und Retinazellen nicht eingegangen werden.

Die Retinazellen, deren Neurofibrillen bei Säugern von Embden genau beschrieben wurden und in den Zellkörpern dieselben losen Geflechte wie in den motorischen Zellen (Bethe) des Marks (siehe dort) bilden, verteilen sich in der Retinazellschicht und kommen in drei Typen vor. Die einen sind multipolare, dicht an der Grenze des äusseren Neuropils gelegene, Zellen, deren langer, wenig verzweigter, Axon sowie auch die vielen, reich verzweigten, Dendriten sich in der letztgenannten Schicht verteilen (Cajal). Die anderen Nervenzellen sind bipolar und senden einen aufsteigenden receptorischen Fortsatz in das äussere, einen absteigenden sensorischen in das innere Neuropil, wo letzterer sich in verschiedenen Niveaus in

Endverästelungen auflöst. Der receptorische Fortsatz zeigt auch einen Endfaden (LANDOLT'sche Keule), der zwischen den Sehzellen bis zur Limitans externa reicht und hier mit leichter Anschwellung endet.

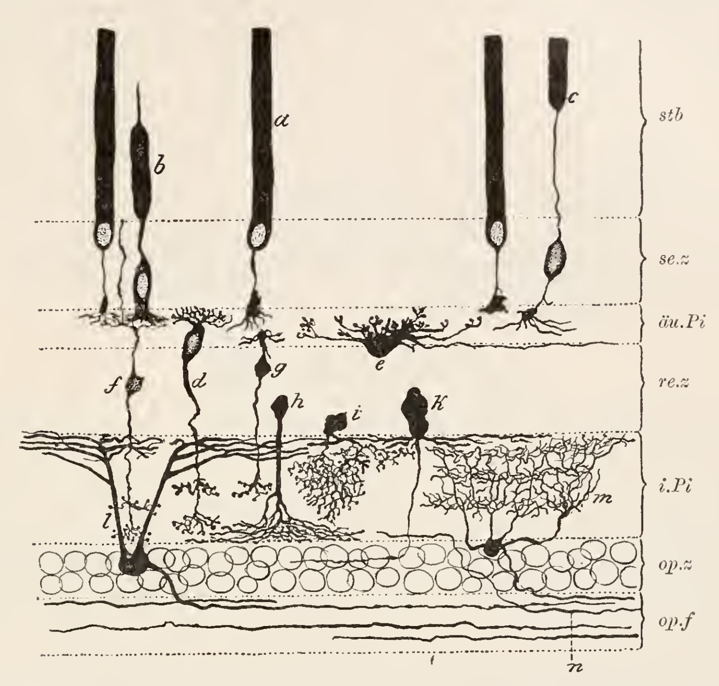


Fig. 602. *Rana esculenta*, Retinaelemente bei Silberschwärzung, nach CAJAL. *stb* Stab-, *se.z* Sehzell-, *re.z* Retinazell-, *op.z* Opticuszell-, *op.f* Opticusfaserschicht, *äu.* und *i.Pi* äusseres und inneres Neuropil, *a* Stab, *b* Zapfen, *c* keulenförmiger Stab, *d—i* Retinazellen, *e* multipolare Zelle, die sich ausschliesslich im äusseren Pil verzweigt, *i* sog. Spongioblast, ohne sicher nachgewiesenen Axon, *f* bipolare Zelle mit receptorischem Fortsatz, der bis zur Limitans verläuft, *k, l, m* Opticuszellen, *k* in Retinazellschicht gelegen, *n* Opticusfaser.

Vereinzelte bipolare Zellen sind nach oben bis in die Sehzellschicht verlagert, wo ihr Kern dem Neuropil aufruht. — Die dritte Zellart (Spongioblasten DOGIEL, Cellules amacrines CAJAL) sendet einen oder mehrere Fortsätze in das innere Neuropil, wo sie sich diffus oder in verschiedenen Niveaus in reiche Verästelungen auflösen; ein durch bedeutendere Länge, scharfe Contur und geringere Verästelung sich als Axon charakterisierender Fortsatz wurde nicht beobachtet.

Noch nicht nachgewiesen wurden beim Frosche sogenannte centrifugale Nervenfasern, die durch den Opticus in die Retina eintreten und hier in der Retinazellschicht enden. Solche Fasern kommen bei Vögeln und Säugern vor; ihre Bedeutung ist noch nicht völlig klargelegt.

Gliazellen, die bei anderen Wirbeltiergruppen in der Opticusfaserschicht, wenigstens in der Nähe des Opticuseintrittes, vorkommen, scheinen beim Frosch ganz zu fehlen (CAJAL).

Pigmentepithel. Das Pigmentepithel besteht aus einer einschichtigen Lage niedriger, bei Flächenansicht sechsseitiger, Zellen, welche reichlich Pigment in Form von rundlichen oder stabförmigen,

glänzenden gelbbraunen Körnern enthalten. Die rundlichen Körner liegen nur im eigentlichen Zellkörper nahe dem basal gestellten grossen und hellen Kern, der einen grossen Nucleolus enthält; die länglichen Körner dagegen verteilen sich im distalen, pseudopodienartig sich in feine Fortsätze ausziehenden, Zellende und sind an den kontraktilen Sarcfäden aufgereiht. Mit diesen dringen sie zwischen den Stäben und Zapfen der Retina am belichteten Auge bis zur Limitans externa vor; am Dunkelauge umgeben sie nur die distalen Stabenden. Neben dem Kern finden sich basal in der Zelle noch eine grosse oder mehrere kleine gelbgefärbte Fettkugeln (Krause). — Das Epithel ruht der gleichfalls pigmentführenden gefässhaltigen Chorioidea auf, einer Bindegewebshaut, die der Pia mater des Centralnervensystems und des Sehnerven zu vergleichen ist. Dieser wieder schliesst sich die dicke Sclera an, welche zum Teil verknorpelt ist, im übrigen aus straffem Bindegewebe besteht.

Chorda und Chordascheide.

Die Chorda ist auf dem Querschnitt kreisrund. Im Längsschnitt zeigt sie durchgehends ungefähr die gleiche Dicke, nur ist sie vertebral (intersegmental) um ein geringes schmaler als intervertebral (segmental). Dagegen ist die Chordascheide, von welcher sie eingehüllt wird, überall gleichmässig dünn. Die Chorda besteht aus gleichartigen grossen Blasenzellen von im allgemeinen rundlicher Form, mit aneinander angepassten leicht abgeplatteten Wänden. Aussen liegt das unscheinbare sog. Chordaepithel, dessen platte Elemente mit der leicht verdickten Kernregion ein wenig zwischen die Chordazellen vorspringen, dagegen mit glatter Kontur an die Scheide grenzen. Letztere besteht aus einer inneren, leicht schrumpfenden, Faserschicht und aus der äusseren zarten Elastica.

Die Chordazellen sind zum Teil vollkommen vakuolisiert und bestehen aus nichts weiter als aus einer dünnen Membran mit anliegendem stark abgeflachtem Kerne. Meist ist jedoch der Innenraum durch ein lockeres Fachwerk oder wenigstens durch einzelne Gerüststränge abgeteilt, womit eine allgemeine oder lokale Verdickung der Wandung verbunden sein kann. Letztere Ausbildungsweise ist die jugendlichere; gelegentlich liegen ganz peripher vereinzelte kleine Zellen mit erst beginnender Vakuolisierung; der Kern liegt hier und nicht selten auch bei den Zellen, welche ein Fachwerk enthalten, im Innern, den Strängen angelagert. Alle vorhandenen festen Teile sind deutlich fädig struiert. Bei Eisenhämatoxylinfärbung sieht man in der Wandung schwarze ziemlich gestreckte Fibrillen, die parallel zu einander und im wesentlichen derart gestellt verlaufen, dass sie von der Peripherie gegen die Achse hin einstrahlen. In den Balken und inneren Lamellen giebt es zartere Fäden, die sich gegen die Membran hin wenden; Körner sind so gut wie gar nicht vorhanden. Der Kern enthält einen oder mehrere Nucleolen neben reichlich verteilten feinen und groben Nucleinkörnern. — Zwischen den Zellen sind sehr schmale Intercellularräume nachweisbar, die von feinen Brücken durchspannt werden.

Die flachen Chordaepithelzellen zeigen bei Flächenbetrachtung ein deutlich fädiges Gerüst. Die seitlichen Zellregionen sind stark abgeplattet, nur in der Kernregion springt der Zellleib etwas gegen die Chordazellen vor. Gelegentlich trifft man auf mitotische

Figuren; es finden sich ferner vereinzelt Uebergangsformen zu den Chordazellen. Der Kern gleicht strukturell dem letzterer Zellen. Die Chordaepithelzellen sind die Bildnerinnen der Chordascheide.

Die innere Faserschicht (Fig. 603) der Chordascheide enthält in einem hellen hyalinen Enchym cirkulär verlaufende feine Fi-

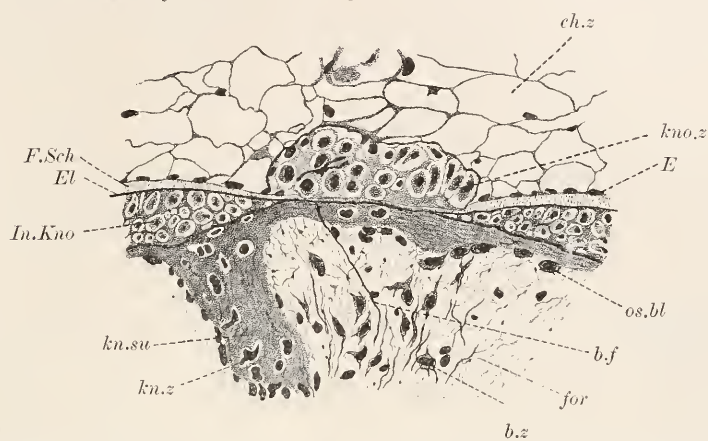


Fig. 603. *Salamandra maculosa,* ältere Larve, Stück eines Längsschnitts der Halsregion. *ch.z* Chordazellen, *kno.z* Zellen des Chordaknorpels, *E* Chordaepithel, *F.Sch* Faserscheide, *El* Elastica der Chordascheide, *In.Kno* intervertebraler Knorpel, *kn.su* Knochensubstanz in Umgebung eines oberen Bogens, *os.bl* Osteoblasten der Wirbelhülse, *kn.z* Knochenzelle, *b.z* Bindezelle, *for* Fortsätze solcher, *b.f* Bindefaser, teilweis im Knochen eingebettet (SHARPEY'sche Faser).

brillen, welche mit denen der Bindesubstanzen morphologisch und chemisch übereinstimmen. Sie zeigen meist einen welligen Verlauf, sind glatt und von gleichbleibender Stärke; wenn die Scheide eingeschrumpft ist, was man häufig beobachtet, liegen sie dicht gedrängt und das Enchym erscheint reduziert oder ganz fehlend.

Die dünne Elastica lässt keinerlei Strukturen erkennen. Sie schwärzt sich intensiv mit Eisenhämatoxylin und hebt sich hierdurch scharf von den angrenzenden Geweben ab.

Chordaknorpel. Mit zunehmendem Wachstum des Tieres kommt es vertebral zu einer Verknorpelung der Chorda. Der Knorpel tritt bei der Larve zunächst am ersten Halswirbel auf und hat sich hier schon beträchtlich entwickelt, wenn anderorts noch keine Spur davon zu bemerken ist. An der betreffenden Stelle bemerkt man die Chordazellen auf einen geringen centralen Raum in der Chorda zusammengedrängt und umgeben von echtem Knorpelgewebe, das gegen aussen von der Chordascheide begrenzt wird. Ein Zusammenhang mit dem dicht benachbarten Knorpel der Wirbelbogen ist auf keinem Stadium der Entwicklung nachweisbar; zugleich wurde festgestellt, dass sich die Chordazellen nicht an der Knorpelbildung beteiligen. Es sind Zellen des Chordaepithels, die sich zu echten Knorpelzellen differenzieren.

Dreierlei eigenartige Umbildungsvorgänge der Gewebe haben wir bei der Verknorpelung der Chorda zu unterscheiden. Die Chordazellen schrumpfen stark zusammen und von den Zellen des Chordaepithels degeneriert der eine Teil, während der andere Knorpelzellen liefert. In den Chordazellen verkleinert sich die Vakuole, viel-

leicht durch Anstritt des Zellsaftes; zugleich schrumpft die erst weit gedehnte Wandung zusammen, wird dicker und giebt Fäden ab. welche den noch vorhandenen Hohlranm durchziehen. Die Kerne gelangen dabei in mittlere Lage und werden von einem lockeren Gerüst umgeben. Je stärker die Volumenverminderung, desto dichter das Zellinnere. Die fädige Struktur bleibt erhalten; ferner sind auch die Intercellularräume und Brücken an der Larve danernd wahrzunehmen.

Am Chordaepithel beginnt die Verknorpelung mit Vermehrung der Zellen, wie sich an den Randzonen des Knorpels nachweisen lässt. Hier sind Kernteilungsfiguren nicht selten. Es bildet sich ein eigenartiges Gewebe. bestehend aus Zellen geringer Grösse, die von einer sehr locker faserigen, ähnlich dem Knorpel, nur schwächer, sich färbenden Bindesubstanz umgeben werden. Die Zellen zeigen ein fein fädiges Sarc, das leicht schrumpft nnd dann durch scheinbar radialgespannte Fäden mit der Bindesubstanz zusammenhängt, so wie man es auch bei geschrumpften Knorpelzellen beobachtet. Eine Fortentwicklung dieses Gewebes in echten Knorpel scheint nicht durchaus stattzufinden; man beobachtet vielmehr Reste desselben auch am Centrum der Verknorpelung in der Umgebnng der geschrumpften Chordazellen; sie dürften ohne scharfe Grenze in den echten Knorpel übergehen. In den Zellen finden sich hie und da grosse Fettklumpen, die durch Osminmsäure geschwärzt werden. Manche Zellen erscheinen stark verdichtet und färben sich so intensiv, dass ein Kern nicht zu unterscheiden ist; sie strecken sich dabei oft stark in die Länge, teilen sich und degenerieren schliesslich, wenigstens zum Teil, zu dunklen Ballen, die hie und da in der Bindesubstanz liegen.

Die echten Knorpelzellen treten randständig an der Chordascheide auf, die durch sie stark gepresst und verdünnt wird. Sie gehen zumeist direkt aus Chordaepithelzellen. nur zum Teil aus Zellen des geschilderten Gewebes, das ja auch vom Chordaepithel sich ableitet, hervor. Sie zeigen genau dieselbe Beschaffenheit, wie die Zellen des vertebralen Knorpels und unterscheiden sich daher auch von den Zellen des intervertebralen Knorpels. Ihre Zellen sind gross nnd rund und die mächtig entwickelte Bindesubstanz echte hyaline Knorpelsubstanz. Sie färbt sich intensiv mit Hämatoxylin und zeigt eine zart faserige Struktur; die Färbbarkeit ist der charakteristischen Grundsubstanz. in welcher die Bindefibrillen cirkulär zu den Zellen verlaufen, eigen. Die Zellen teilen sich lebhaft. Das Sarc ist hell und enthält geschlängelt verlaufende feine Fäden (siehe im übrigen näheres bei Knorpelgewebe).

Enteroderm.

Zunächst sei das Dünndarmepithel des Frosches (*Rana esculenta*) betrachtet. das ein besonders günstiges Untersuchungsobjekt für feinste Zellstruktnren vorstellt. Dann kommt das Epithel verschiedener Darmabschnitte der Salamanderlarve zur Besprechung.

Rana esculenta.

Das Lumen des Dünndarms wird durch hohe Falten ausserordentlich eingeengt. In der vorderen Dünndarmregion zeigt die Schleimhaut zwei Systeme besonders hoher bogiger Querfalten, deren

Konvexität gegen vorn gewendet ist. Zahlreiche feinere Längsfalten verbinden die regelmässig hintereinander geordneten Querfalten miteinander. Weiter gegen rückwärts ist die Anordnung aller Falten eine unregelmässig netzige, um in der Mitte des Dünndarms geschlängelt verlaufenden Längsfalten zu weichen. Auf dem Querschnitt treffen wir die bei der Salamanderlarve genauer zu besprechenden Schichten (siehe Bindegewebe und Muskulatur): Epithel, Tunica propria (ohne Muscularis mucosae), Submucosa, Muskelhaut und Peritoneum (Serosa). Die Falten werden allein von der Mucosa (Epithel plus Propria) gebildet; Zotten, wie sie bei anderen Batrachiern und bei den Amnioten vorkommen, fehlen vollständig. Blut- und Lymphgefässe kommen vorwiegend der Propria und Submucosa zu. Der Muskelhaut liegt ein dem sympathischen Nervensystem zugehöriger Nervenplexus eingelagert.

Im Dünndarmepithel finden sich zwei Zellarten: Nährzellen (Stäbchenzellen) und Schleimzellen, die sich gleichmässig auf der gefalteten bindegewebigen Tunica propria verteilen. Auf etwa 2—3 Nährzellen kommt eine Schleimzelle. Zwischen den Zellen, vor allem basal, liegen zahlreiche Leukocyten, von denen mindestens ein Teil ins Darmlumen ausgestossen wird.

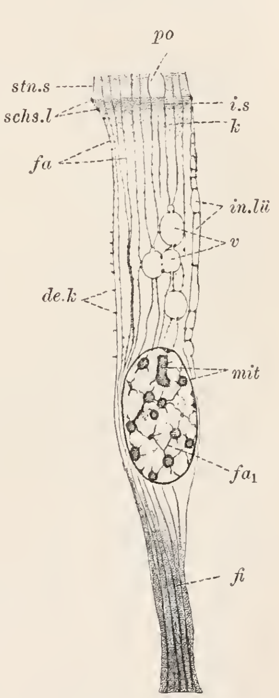


Fig. 604. *Rana esculenta*, Nährzelle des Dünndarms. *stn.s* Stäbchensaum, *po* Pore desselben, *i.s* Innensaum, *schs.l* Schlussleisten, *fa* Sarcfäden mit Desmochondren (*de.k*), *v* Vakuolen, *in.lü* Intercellularlücke, *mit* Mitom, fa_1 Kernfäden, *fi* Fibrillen, *k* Körner der nutritorischen Zone.

Die Nähr-(Stäbchen-)zellen (Fig. 604) sind lang cylindrisch geformt und, entsprechend der Oberflächenvergrösserung des Epithels durch die Falten, auf diesen distal dicker als basal, im übrigen durch die dazwischen gelagerten Drüsenzellen in ihrer Form beeinflusst. Der längliche Kern liegt in verschiedenen Niveaus der basalen Hälfte, meist der Mitte genähert, selten über diese vorgeschoben. Das Sarc ist deutlich längsfädig struiert und zugleich feinkörnig; die Fäden treten oft bei gut gelungener Eisenhämatoxylinschwärzung fibrillenartig scharf hervor; es sind in solchen Fällen nur wenige vorhanden. Indessen ist dieses Verhalten ein sekundäres. Genaues Studium dünner Schnitte ergiebt, wie selten, über die feinsten Strukturverhältnisse verlässlichen Aufschluss. Die Zellfäden sind an guten Präparaten zart und drahtartig und verlaufen leicht geschlängelt, in schwach spiraliger Drehung um die Zellachse. Sie färben sich nicht selbst mit Eisenhämatoxylin, sind jedoch in kurzen, wie es scheint, regelmässig verteilten, Abständen von kleinen, leicht sich schwärzenden, Körnchen (Desmochondren) geschwellt. Diese Schwellungen bedingen das körnige Aussehen des Sarcs; doch finden sich zwischen den Fäden auch andere grössere Körner, die sich nicht schwärzen und jedenfalls Trophochondren vorstellen. Die Fäden sind oben und unten gleichmässig im Sarc verteilt, verlaufen von der Zellbasis bis zur Oberfläche und

setzen sich auch über diese hinaus als Stäbchenbesatz fort. Dem Kerne weichen sie vorwiegend einseitig aus. Basalkörner fehlen; man erkennt aber schon bei schwacher Vergrösserung einen dunkel sich färbenden Innensaum, der eine homogene Masse zwischen den Fäden enthält. Ueber der Grenzfläche der Zelle bemerkt man einen schmalen hellen Aussensaum und darüber die eigentlichen kurzen Stäbchen, die durch eine homogene, mit Orange gelb sich färbende, Zwischensubstanz verbunden werden. Nicht selten finden sich in dieser porenartige helle Kanälchen. die von den Stäbchen alveolenartig umgeben werden.

Die Fibrillen. die nicht selten in geringerer Anzahl an Stelle der feineren Fäden vorliegen, sind Verklebungsprodukte letzterer. Die Fäden verbinden sich untereinander durch die anhaftenden Desmochondren, welche auch an den derberen Fibrillen noch zu unterscheiden sind und die intensive Färbbarkeit bedingen. Je dicker ein Faden, um so glatter erscheint er, da die Körnchen untereinander verfliessen. Nicht selten erfolgt Verklebung zweier Fäden nur auf kürzere Strecken hin und kann bei minder guter Konservierung wechselnde Bilder vom Gerüst ergeben (Heidenhain). Die Bedeutung der Körner, als zur Verklebung der Fäden dienend, erhellt vor allem an der Peripherie der Zellen. Eine Membran fehlt durchaus; sehr schmale Intercellularlücken und kurze Brücken sind vorhanden. Es lässt sich mit Sicherheit der Nachweis führen. dass die Brücken von den Körnchen der peripher verlaufenden Fäden gebildet werden. Nirgends ist ein Ausstrahlen der Fäden selbst in die Brücken festzustellen. Je schmäler die Intercellularlücken. desto schärfer treten die Brücken hervor; fehlen die Lücken ganz, so wird die Zellkontur durch dunkle Punkte bezeichnet, die leicht zu schwarzen Linien verfliessen, ganz besonders wenn die zugehörigen Fäden in dichte Berührung getreten sind. Die Punkte liegen immer in Längsreihen. entsprechend dem Längsverlauf der Fäden. Es hat aber auch oft den Anschein, als ob eine cirkuläre Anordnung vorläge, und da Andeutungen einer in transversaler Richtung gleichartigen Verteilung der Körnchen auch an den weiter axial gelegenen Fäden nachweisbar sind, so dürfte auf regelmässige Anordnung der Körnchen an den Fäden ganz im allgemeinen zu schliessen sein.

Vakuolenwandungen entstehen im Umkreis von Flüssigkeitsansammlungen (z. B. Fetttropfen) durch lokales Auseinanderweichen der Fäden, dem an anderen Stellen ein um so innigeres Verkleben derselben entspricht. Vielfach dürften sich in solchen Fällen auch zarte lamellöse Verbindungen zwischen den Fäden ergeben. die wohl vom Hyalom der Zelle stammen und Grundsubstanzbildungen repräsentieren (siehe im allg. Teil bei Cyte, Allgemeines).

Schlussleisten sind am distalen Ende der Intercellularlücken sehr deutlich wahrzunehmen und nicht selten längsgespalten, so dass also eine Verbindung der Lücken mit dem Darmlumen sich ergiebt. Jeder von zwei Nachbarzellen liegt dann eine Leistenhälfte an. Unweit von dieser findet sich basalwärts, dicht unter dem dunklen Innensaum der Zelle. noch eine zarte parallel verlaufende Leiste. Beide Leisten erweisen sich bei Flächenansicht des Epithels, als aus deutlichen, durch eine Kittsubstanz verbundenen, Körnchen, die an der distalen Leiste grösser sind, bestehend. Da meist die Intercellularlücken auch unterhalb der unteren Leiste noch geschlossen sind, so zeigt hier ein Schnitt nicht selten noch ein oder zwei schwarze Körner, die den

dicht aneinandergepressten Desmochondren peripher gelegener Fäden entsprechen, aber nicht ganz so regelmässig angeordnet sind wie die Körner der Leisten. Funktionell und der Beschaffenheit nach zeigen all die erwähnten Körner keinen Unterschied. Sie dienen der Gerüstverklebung und es sind daher auch die Körner der Schlussleisten als Desmochondren von besonderer Grösse aufzufassen.

Im dünnen basalen Abschnitt der Zelle, unterhalb des Kernes, sind die Fäden meist dicht zusammengedrängt, so dass das Sarc hier in toto dunkel erscheint oder Fibrillen aufweist. Ganz basal erfolgt wieder eine Auflockerung; die Fäden heften sich an eine zarte Grenzlamelle der Tunica propria an. Der ellipsoide Kern ist reich an Nucleom, das sich in Form einzelner Körner, vor allem aber in unregelmässig konturierten Brocken, Kugelschalen und Schläuchen, in deren Wandungen die Körner einzeln oder in Gruppen unterscheidbar sind, vorfindet. In den Schalen und Schläuchen liegt eine abweichend färbbare Nucleolarsubstanz. Einzelne grössere Kugeln sind direkt als Nucleolen mit dünner Nucleomrinde zu bezeichnen. Feine Fäden spannen sich von der Kernwand zu den Nucleomansammlungen oder verbinden sie untereinander.

Die Schleimzellen sind im allgemeinen etwas schlanker als die Stäbchenzellen, nur distalwärts kolbig geschwellt (Sekretbecher). Die Lage des Kerns wechselt; man bezeichnet den schlanken, auch sekrethaltigen, Teil über dem Kern, als Hals. Der Kern stimmt mit dem der Stäbchenzellen überein; der basale Zellteil enthält Fäden, die oft auch im Halse gut unterschieden werden können, doch locker gestellt, also in geringerer Zahl als in den Stäbchenzellen vorhanden sind. Im Becher selbst sind sie nicht sicher zu unterscheiden, bilden dagegen eine zarte Umhüllung (Theka) desselben und, vermittelst der anhaftenden Desmochondren, auch Intercellularbrücken. Die reihenweis geordneten Sekretkörner treten als kleine Körnchen, die jedoch gleich von Anfang an grösser sind als die Desmochondren und sich färberisch verschieden verhalten, zwischen den Fäden auf und wachsen zu mittlerer Grösse heran, verquellen leicht und verkleben dann zu Sekretmaschen (Pseudogerüst). Sehr häufig trifft man auf Zellen, die ihr Sekret in das Darmlumen ausstossen. — Diplochondren wurden nicht sicher nachgewiesen (siehe jedoch bei Salamanderlarve, hier auch über das Gerüst im Sekretbecher).

Salamandra maculosa (Larve).

Hinsichtlich der Beschaffenheit des Darmepithels sei zunächst auf die eingehende Besprechung des Dünndarmepithels des Frosches verwiesen; es wird an die dort gemachten Befunde direkt angeknüpft und deshalb auch bei der Salamanderlarve mit dem Dünndarmepithel begonnen. Darauf folgt Besprechung des Epithels des Rectums, Magens und des Oesophagus.

Dünndarmepithel. Das Dünndarmepithel der Salamanderlarve unterscheidet sich von dem des Frosches durch den Mangel an Falten, die allein bei Kontraktionszuständen auftreten; durch die geringe Zahl von Schleimzellen und durch stark vakuolige Beschaffenheit (Fig. 605) der Nähr- (Stäbchen)- zellen. In den Stäbchenzellen ist, soweit sie ein dichtes Sarc besitzen, die längsfädige Struktur des Gerüstes gut zu erkennen. Längs der zarten Fäden liegen

Desmochondren, manchmal in regelmässiger Verteilung quere Reihen bildend. Wo Vakuolen vorhanden sind, legen sich die Fäden strecken- oder nur punktweis mittelst der Körnchen aneinander, so dass es zu dichten Anhäufungen letzterer kommt, welche sich leicht schwärzen und in Umgebung der Vakuolen oder wenigstens in den Knotenpunkten scharf hervortreten. Je mehr Vakuolen, um so schwieriger sind die Fäden, die in mannigfaltigster Weise verzerrt verlaufen, nachweisbar, während schwarze Körnchen und Körnchengruppen in den vorgetäuschten Wabenwänden liegen (siehe weiteres auch beim Frosch).

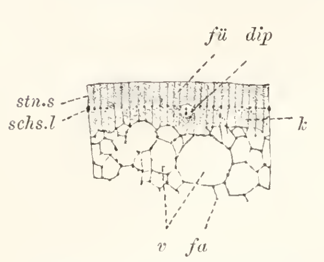


Fig. 605. *Salamandra maculosa*, Larve, distales Ende einer Nährzelle des Dünndarms. *stn.s* Stäbchensaum, *fü* Füllsubstanz des Saumes, *k* Körnelung des distalen Zellendes, *v* Vakuolen, *fa* Faden, *schs.l* Sehlussleiste, *dip* Diploehonder.

In den Vakuolen finden sich bei ganz jungen, dem Uterus entnommenen, Larven grosse Dotterschollen, die sich mit Säurefuchsin intensiv färben. Ihre Auflösung führt auch zur Verkleinerung der Vakuolen, die indessen bis zur Metamorphose nicht völlig schwinden. Am dichtesten ist die Beschaffenheit der Stäbchenzellen gegen den Magen und gegen das Rectum hin.

Wichtig ist der sichere Nachweis von Diplochondren unmittelbar unter der Oberfläche der Zellen, im Niveau der Schlussleisten. Sie sind an den vakuolenreichen Zellen schwieriger zu unterscheiden als an den dichter struierten, weil bei den ersteren die Waben und die ihnen angelagerten stark schwärzbaren Körnergruppen bis zum Stäbchensaum heranreichen. Am besten zeigt sie Oberflächenbetrachtung; sie liegen dann ungefähr in der Mitte der hexagonalen Felder. welche die Schlussleisten umschliessen. Beide Chondren haben gleiche Grösse, sind durch einen kurzen und feinen schwarzen Faden (sog. Centrodesmose, Heidenhain) verbunden und stehen senkrecht oder schräg übereinander. Die Centrodesmose ist nichts als ein Teil eines Zellfadens, der die Chondren trägt (siehe auch bei Niere etc.).

Ein dunkel färbbarer Innensaum der Zelle gegen den Stäbchenbesatz hin ist nicht immer zu konstatieren, dagegen kann man manchmal feine schwarze Körnchen an der Basis der Stäbchen sehen, die jedoch, da gleichzeitig die Diplochondren vorhanden sind, nicht als echte Basalkörner, sondern nur als angelagerte etwas grössere Desmochondren, zu deuten sind. Die Schlussleisten sind meist deutlich körnig; hinsichtlich der Intercellularlücken und Brücken gilt das beim Frosch gesagte.

Der Kern zeigt regelmässigere Form als in den Epidermzellen und ist auch abweichend struiert. Er ist kurz ellipsoid gestaltet, nur gelegentlich sind Lappen schwach angedeutet; im Innern finden sich vorwiegend kleine Nucleinkörner und neben diesen entweder einige strangartige oder anders geformte Nucleombrocken, oder ein grosser nucleolenartiger Körper, der eine dünne Nucleomrinde und im Innern abweichend färbbares Paranucleom aufweist. Uebergänge dieser Nucleolen zu den rundlichen Nucleomballen, deren Inneres auch abweichende Tinktion zeigt (siehe Epiderm), sind leicht zu konstatieren. Das Paranucleom erscheint derart als Derivat des Nucleoms.

Ueber die Becherzellen ist in Ergänzung zu dem beim Frosch

ausgesagten noch mitzuteilen, dass in manchen Präparaten Diplochondren scharf innerhalb des Sekretbechers oder an dessen Uebergang in den Hals hervortreten und an einem der spärlichen Gerüstfäden angefügt sind, die vom Hals in den Becher eintreten und hier wenig regelmässig verlaufen. Eine von regelmässiger angeordneten Fäden gebildete Theka ist leicht zu unterscheiden.

Rektum. Das Epithel des Rektums unterscheidet sich von dem des Dünndarms nur durch dichtere Struktur und etwas geringere Höhe der Stäbchenzellen. Der Uebergang eines Epithels in das andere ist ein allmählicher.

Magen. Am Magen ändert das Epithel seinen Charakter und entwickelt zugleich schlauchförmige Ausstülpungen in die Tunica propria, welche drüsiger Natur sind. Man unterscheidet nach den Regionen des Magens Pylorus- und Cardialdrüsen, die jedoch beide denselben Bau besitzen und sich über den ganzen Magenbereich verteilen. Zunächst wird das eigentliche Magenepithel, dann das Epithel der Drüsen betrachtet.

Das Magenepithel geht ohne scharfe Grenze in das des Dünndarms über (siehe unten) und zeigt nur eine Art von Zellen von charakteristischer Beschaffenheit, die als Magenzellen (Fig. 606) zu bezeichnen sind. Es begrenzt nicht allein das eigentliche Magenlumen, sondern kleidet auch die Ausführungsgänge der Drüsen aus. Die Magenzellen erscheinen, bei Berücksichtigung des Pylorus, als eine Modifikation der Stäbchenzellen. Sie haben cylindrische Form, sind niedriger als die Stäbchenzellen und enthalten in mittlerer Höhe den länglichen Kern; ihr Sarc zeigt basal, neben und dicht über dem Kern, die gleich deutlich längsfädige und feinkörnige Struktur, wie in den Stäbchenzellen; im distalen Zellbereich jedoch, der scharf gegen den unteren abschneidet, erscheint es, bis auf einen membranartigen Randsaum (Theka), der dem unteren Sarc gleicht, von fast homogener Beschaffenheit und nimmt nur durch basische Anilinfarbstoffe (Thionin) eine leichte Färbung an, welche auf Mucingehalt hinweist. Osmiumsäure bräunt gleichfalls den distalen Abschnitt stärker als den basalen, der dagegen vereinzelte geschwärzte Fetttropfen enthalten kann. Der distale Bereich springt über die Schlussleisten in verschiedener Höhe gegen das Magenlumen vor. Oft beobachtet man nur eine konvexe Vorwölbung; an anderen Präparaten erscheint die Zelle breit fortgesetzt und in kurzer Höhe über den Schlussleisten abgerundet quer abgestutzt. Wieder an anderen Präparaten ist die Fortsetzung schmäler als die Zelle und von beträchtlicher Höhe.

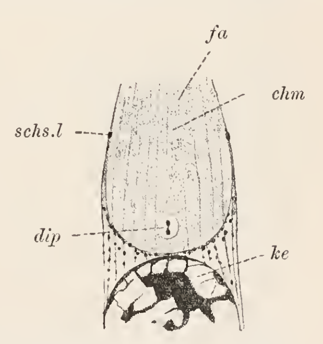


Fig. 606. *Salamandra maculosa*, Larve, distaler Teil einer Magenzelle. *ke* Kern, *schs.l* Schlussleiste, *fa*, *chm* Fäden und Chondrom des nutritorischen Sarcs, *dip* Diplochonder.

Ein genaues Studium lehrt, dass der über die Schlussleisten vorspringende Zellteil dem Stäbchensaume entspricht, der aber vom Zellleib nicht gesondert ist. Er bildet zusammen mit der distalen Sarczone das nutritorische Sarc, welches zweifellos die Aufnahme flüssiger Nährstoffe vermittelt. Günstige Präparate lassen in ihm die

feinen Zellfäden erkennen, die im Dünndarmepithel sowohl dem Sarc wie dem Stäbchenbesatz zukommen und in ersterem fein gekörnt, in letzterem glatt begrenzt sind. Im nutritorischen Sarc der Magenzellen entbehren die Fäden durchaus der Desmochondren, sind auch nicht durch eine homogene Kittmasse verbunden, sondern verlaufen frei, bald gestreckt, bald leicht gewunden, in ihrem Verlaufe von der zwischen ihnen befindlichen Substanz abhängig, und färben sich nicht. Die Zwischensubstanz besteht aus dicht gedrängt liegenden feinen hellen Körnchen, deren färberische Eigentümlichkeiten schon erwähnt wurden. — Im hellen nutritorischen Sarc ist ein Diplochonder bald in der Höhe der Schlussleisten, bald etwas tiefer gelegen, an günstigen Präparaten leicht nachweisbar. Er ist an einem Faden aufgehängt, der den übrigen Sarcfäden entspricht, und wird meist von einer hyalinen, einer winzigen Vakuole vergleichbaren, Stelle umgeben. Bei der Teilung der Magenzellen, die vor allem an den Drüsenpforten zu beobachten ist, dürfte er in Verwendung treten.

Die vielfach vertretene Auffassung der Magenzellen als Schleimzellen ist zurückzuweisen, da weder an guten Präparaten, noch am lebenden Materiale, eine Entleerung des hellen körnigen Inhalts des distalen Zellteils in das Magenlumen nachweisbar ist, während sie an den Schleimzellen des Oesophagus und Dünndarms sehr häufig zur Beobachtung gelangt. Vielmehr ist der genannte Zellabschnitt, mit Biedermann, als besonderes Zellorgan, das die Aufnahme von gelösten Nährstoffen in besonders ausgiebigem Maasse bewirkt, aufzufassen und deshalb als nutritorisches Sarc zu bezeichnen. An der Grenze zum Dünndarm findet man Uebergänge von den echten Stäbchen- zu den Magenzellen. Der Diplochonder rückt tiefer und zugleich wird das distale Sarc heller; es verliert die leicht schwärzbaren Desmochondren. Doch ist die Grenze gegen den Stäbchenbesatz noch deutlich und wird durch einen schmalen, fein vakuolären, Innensaum charakterisiert. Der Stäbchenbesatz stellt jedenfalls einen besonders geeigneten Aufnahmeapparat für die flüssigen Nährstoffe dar. Allmählich wird die Abgrenzung desselben gegen die Zelle durch völliges Verschwinden der Kittkörnchen undeutlich; das distale Sarc nimmt den bei Magenzellen geschilderten Charakter an und trennt sich immer schärfer vom unteren Sarc. Auch M. Heidenhain konstatierte in gleicher Weise die Bildung der Magenzellen aus Stäbchenzellen.

Die Kerne zeigen bei im allgemeinen länglich runden Umrissen eine durch feine Einschnitte gelappte Form, schliessen sich daher formal und auch strukturell den Epidermkernen an (siehe dort). Knäuel und Kernteilungsfiguren kommen gelegentlich zur Beobachtung.

Pylorusdrüsen. Die Pylorusdrüsen der älteren Larve (Fig. 607) bestehen aus einem trichterförmigen engen Ausführungsgang, der von Magenzellen gebildet wird, und aus paarigen kurzen Tubuli, die am Halse Schleimzellen enthalten, während der etwas weitere Körper Eiweisszellen aufweist. Die Magenzellen werden in Annäherung an die Drüsenhälse niedriger und nehmen, indem die nutritorische Zone schwindet, einfacheren Charakter an. Die Schleimzellen gleichen formal den Eiweisszellen, unterscheiden sich aber strukturell und färberisch von ihnen; an Material, das mit Toluoidin und nach van Gieson tingiert wurde, färben sich die Schleimkörner im reifen und halbverschleimten Zustande rötlichblau, dagegen die Eiweisskörner, ebenso wie das Nucleom, grasgrün.

Zum Studium der Zellstrukturen empfehlen sich die Eiweisszellen. Scheinbar grenzen oft nicht alle Zellen an das auf dem Querschnitt runde Drüsenlumen; indessen stehen die tiefer gelegenen Zellen durch einen schmalen Spalt zwischen den übergreifenden Elementen mit dem Lumen in Verbindung. Sie zeigen dann niedrigkonische Form, wie sie bei Eiweisszellen häufig beobachtet wird. Das Sarc ist an regenerierenden oder jungen Zellen deutlich längsfädig struiert. Die Fäden drängen sich neben dem basal gelegenen Kerne dicht zusammen und verlaufen hier, soweit sie an der vom Kern überdeckten Basalfläche entspringen, bogenförmig aufwärts, breiten sich aber über dem Kerne gleichmässig aus. Das Sekret tritt in Form kleiner Körnchen längs der basalen Fadenstrecken auf, die dadurch zu Sekretfibrillen (sog. Basalfilamente von Solger und Garnier) verdickt erscheinen. Später sondern sich die Körner von den Fäden und liegen nun zwischen diesen. Bei der geringen Körnerzahl und hellen Färbung derselben ist das Gerüst auch in den reifen Zellen, wie sonst kaum an anderen Eiweisszellen (siehe Pankreas) unterscheidbar. Jede Zelle zeigt die verschiedenen Zustände des Sekretes, vom winzigen bis zum grossen, oft im Innern bereits verfärbten und verflüssigten oder in feinere Granulationen zerfallenen, Korne. — Basal sind nicht selten Fettkörner im Sarc eingelagert.

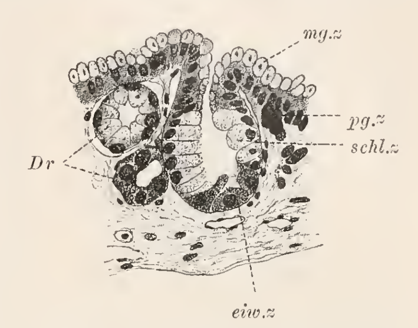


Fig. 607. *Salamandra maculosa*, Larve, Pylorusdrüse. *Dr* Drüsenanschnitte, *mg.z* Magenzellen, *schl.z* Schleimzellen. *eiw.z* Eiweisszellen, *pg.z* Pigmentzelle der Propria.

Die Form des Kerns entspricht im allgemeinen der der Zelle und erscheint durch schmale wenig tiefe Einschnitte leicht gelappt.

Zwischen den Eiweisszellen sind nur an besonders günstigen Stellen Intercellularräume und Brücken zu beobachten, dagegen treten Schlussleisten immer scharf hervor. — Vermehrungen der Drüsenzellen finden durch Teilung derselben oder von den indifferenzierten Magenzellen des Drüseneingangs aus statt.

Die Schleimzellen sind charakteristisch von den Schleimzellen des Dünndarms und Oesophagus verschieden, insofern als sie von niedriger, fast kubischer Form sind und den Kern ganz basal gelegen zeigen. Eine Theka ist oberhalb des Kernes vom inneren Sekret leicht zu unterscheiden. Zwischen den typisch färbbaren Schleimkörnern erkennt man einzelne Gerüstfäden; ein Diplochonder war nicht sicher festzustellen.

Cardialdrüsen. Die Cardialdrüsen zeigen denselben Bau wie die Pylorusdrüsen, sind nur im allgemeinen etwas umfangreicher. Sie treten bereits im Endbereich des Oesophagus auf.

Oesophagus. Das Epithel des Oesophagus ist in Längsfalten gelegt, deren Flächen unter stumpfen, meist kantigen, nicht abgerundeten, Winkeln aneinanderstossen. Es besteht aus in ungefähr gleicher Zahl vorhandenen Wimper- und Schleimzellen (Fig. 608), welche beide von schlank cylindrischer Form sind. Die Wimperzellen besitzen kurze leicht schwärzbare Wimpern in dichter An-

ordnung, an deren Basis eine geschlossene Schicht grosser Basalkörner liegt, die auch an dünnen Schnitten (5 μ) den Eindruck einer Limitans macht. Im Sarc verlaufen längs- und regelmässig geordnete zarte Fäden, welche von Desmochondren geschwellt werden. Ein schmaler heller Innensaum unter den Basalkörnern ist vorhanden. Im distalen Sarc. über dem in verschiedener Höhe gelegenen Kern, finden sich oft Gruppen grösserer leicht sich schwärzender Körner von unbekannter Bedeutung. Dicht über dem Kerne ist meist ein heller, ungefähr dreieckiger, Raum zu unterscheiden. der dadurch entsteht, dass die Zellfäden, die sich distal gleichmässig verbreiten, dem Kern ausweichen. Dieser Raum wird durch Reagentieneinfluss leicht vergrössert. — Die Kerne zeigen nichts Besonderes.

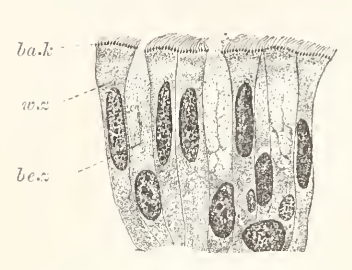


Fig. 608. *Salamandra maculosa*, Oesophagusepithel. *w.z* Wimperzelle, *ba.k* Basalkörner, *be.z* Becherzelle.

Die Intercellularräume und Brücken sind sehr schmal und gegen die Schleimzellen hin, ausser in der basalen Region, kaum nachweisbar. Schlussleisten sind vorhanden, aber von den Basalkörnern schwer zu unterscheiden. In den Intercellularlücken, vor allem basal, liegen Leukocyten. an denen nicht selten Teilungsfiguren wahrzunehmen sind.

Die Schleimzellen sind typische Becherzellen (siehe bei Dünndarmepithel). Ihre reichliche Entwicklung beeinflusst stark die Form der Wimperzellen. Das Sekret findet sich entweder allein im Becher oder auch im Halse, hier aber selten in gleichmässiger Verteilung, sondern gleichsam in Vakuolen des lockeren Gerüstes eingelagert. Im Becher sind nur spärliche Gerüstmengen in Form einzelner Fäden unterscheidbar. Einem dieser Fäden liegt in der Nähe des Halses der Diplochonder an. Seitlich wird der Becher von einer unschwer nachweisbaren Schicht von Zellfäden umgeben, die eine zarte Theka bilden.

Der Uebergang des Oesophagusepithels in das Magenepithel wird anscheinend durch die Schleimzellen vermittelt, während die Wimperzellen keine Umbildung erfahren und sich rasch zwischen den Magenzellen verlieren. Der Becher der Schleimzellen verkürzt sich an der Magengrenze immer mehr, während zugleich auch die Zellen an Höhe abnehmen. Die letzten Schleimzellen stimmen formal mit den Magenzellen überein; während aber ihr Becher hell erscheint und das Sekret in das Lumen ausgestossen wird, ist der nutritorische Teil der Magenzellen dunkler gefärbt und grenzt sich immer scharf gegen das Lumen ab. Jedenfalls liegt also ein bedeutungsvoller Unterschied in der Beschaffenheit des körnigen Zellinhalts vor.

Leber.

Die Leber ist eine tubulöse Drüse des Dünndarms, in welchen ihr Ausführgang (Gallengang, Ductus hepaticus) einmündet. Zweierlei ist für den Bau der Leber charakteristisch. Erstens ist das Lumen der secernierenden Tubuli ein äusserst geringes, weshalb man es als ein kapillares bezeichnet; zweitens verästeln sich die langen Tubuli vielfach und anastomosieren untereinander, woraus sich netzige Verbin-

dungen der Kapillaren (Kapillarnetz erster Ordnung) ergeben. Man bezeichnet die Tubuli wegen des minimalen, schwierig unterscheidbaren, Lumens als Leberbalken. Sie werden auf dem Querschnitt von 3—5 grossen Zellen, den Leberzellen, gebildet, die mit breiten Seitenflächen fest aneinander schliessen. Zwischen die Seitenflächen erstrecken sich feine Fortsetzungen des Balkenlumens (Centralkapillare), die als Seitenkapillaren bezeichnet werden. Diese Seitenkapillaren dürften mindestens zum Teil blind geschlossen enden; Verbindungen mit anderen Seitenkapillaren (siehe die Schilderung) bei den Säugern, fehlen aber auch bei der Salamanderlarve keineswegs; doch sind die Seitenkapillaren an günstigen Schnitten immer von den Centralkapillaren zu unterscheiden. Das Lumen aller Kapillaren ist bei der Salamanderlarve ein relativ weites (siehe dagegen bei Säugern).

Die Leber bildet ein kompaktes Organ von auf dem Querschnitt sichelförmiger Gestalt, welches mit der konkaven Seite dem langen Magen anliegt und vom Oesophagusende bis zum Dünndarmanfang reicht. Gegen rückwärts schiebt sich das Pankreas zwischen Leber und Magen, beziehentlich Darm. Der Gallengang verläuft innerhalb des Pankreas, dessen Ausführungsgang in ihn einmündet. Er selbst mündet in den vordersten Dünndarmabschnitt ein; das entgegengesetzte Ende verästelt sich im inneren Bereich der Leber, wo die Verzweigungen in die Tubuli übergehen. Auch die Gallenblase, die mittels des Ductus cysticus in den Gallengang, nun Ductus choledochus genannt, einmündet und ein Reservoir des spez. Lebersekretes, der Galle, vorstellt, liegt an der Innenseite der Leber, dem Pankreas benachbart.

Leberzellen. Die Leberzellen (Fig. 609) sind auf dem Querschnitt der Leberbalken im wesentlichen niedrig dreieckig geformt,

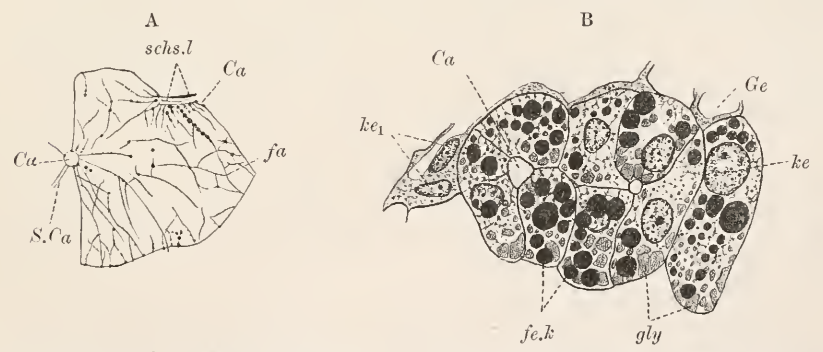


Fig. 609. *Salamandra maculosa,* Larve, Leberzellen, A mit Perenyi'scher, B mit Flemming'scher Flüssigkeit behandelt. *Ca* Gallenkapillaren (Central *Ca*). *S.Ca* Seitenkapillare, *Ge* Gefässkapillare, *schs.l* Schlussleisten, *fa* Faden, *ke* Kern, *fe.k* Fettkörner, *gly* Glycogenballen, ke_1 Kerne von Gefässkapillaren.

mit konvexer Basis und geraden Seitenflächen, die stark konvergieren, sich aber distal nicht völlig erreichen, sondern hier durch die sehr schmale, leicht eingebuchtete Oberfläche der Zelle, welche das Lumen der Gallenkapillare begrenzt, getrennt werden. Auf einem medialen Längsschnitt der Leberbalken ist die Oberfläche der Zellen von ungefähr derselben Breite wie die Basis und die Vorder- und Hinterfläche steigen steil zur Kapillare empor. Die Form der Leberzellen

ist demnach eine einseitig verlängerte, deutlich einstrahlig radialsymmetrische, doch schwankt die Differenz der Querdurchmesser bei verschiedenen Zellen, entsprechend der Netzbildung der Balken.

Die Leberzellen enthalten ein lockeres Gerüst, dessen feine Fäden in der Hauptsache längs angeordnet sind, also von der gewölbten Basis gegen die Kapillare hin verlaufen. In der Nähe letzterer, also distal, ist ihr Verlauf meist am regelmässigsten, so dass sich oft eine deutlich radiale Streifung der Leberbalken in der Umgebung des kapillaren Lumens ergiebt. Basalwärts ist das Gerüst aufgelockert und bildet Maschen sehr verschiedener Grösse, die durch Verbindung der Fäden untereinander zustande kommen. Vakuolenwandungen werden durch Verknüpfung der Fäden vorgetäuscht; man kann aber in den Wandungen an günstigen Stellen die einzelnen leicht gewunden verlaufenden Fäden verfolgen. Den Fäden lagern in unregelmässiger Verteilung kleine, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzende, Körnchen (Desmochondren) an, die an derberen Partien des Gerüsts, wie sie sich durch die Vakuolenbildung ergeben, dichter gehäuft sind und daher das Gerüst hier schärfer markieren. Eine seitliche zarte Zellmembran ist vorhanden und wird gleichfalls von Fäden gebildet; diese sind hier aber durch einen dunklen Ton, welcher die Membran auch bei Flächenbetrachtung unterscheiden lässt und eine Kittsubstanz darstellt, verbunden. Auch die Abgrenzung der Zelle gegen das Kapillarlumen ist immer eine scharfe, durch eine dunkle Limitans gekennzeichnete. Günstige Präparate zeigen die Limitans von feinen Körnchen gebildet, die wohl als Desmochondren aufzufassen sind. Eine echte Cuticula fehlt durchaus. Intercellularlücken sind nicht mit Sicherheit nachweisbar, dagegen treten die Schlussleisten scharf hervor. Sie verlaufen bei Betrachtung der Zelloberfläche, entsprechend der langgezogen-schmalen Form derselben, in parallelen, einander sehr genäherten, Linien und setzen sich auch auf die intercellularen Seitenkapillaren fort, wo sie die Berührungslinien der aneinander stossenden Zellen markieren. Daraus folgt, dass auch die Seitenkapillaren von Oberflächenbezirken der Zelle begrenzt werden; die Leberzelloberfläche ist demnach von äusserst komplizierter Form.

Der grosse rundliche Kern liegt einer Seitenfläche an. Er zeigt niemals die feine Lappung, die sonst an den Salamanderlarvenkernen so verbreitet ist. Das Nucleom ist an einem dichten Gerüst gleichmässig in feinen Körnern verstreut, bildet aber auch gröbere Balken, Klumpen und Kugeln, die im Innern sich nur blass färben (Paranucleom). Echte Nucleolen fehlen ganz.

Zwischen und an den Fäden finden sich sehr mannigfaltige Bildungen. An geformten Bestandteilen sind meist nur eine, seltener zwei, Arten von körnigen Elementen nachweisbar: erstens kleine runde Körner, die dem Gerüst anliegen und in der Umgebung des Kapillarlumens am reichsten vorkommen; sie seien als Leberkörner bezeichnet; und zweitens Fettkörner in sehr wechselnder Grösse, Form und Menge, die manchmal ganz fehlen, in anderen Fällen um so reicher entwickelt sind.

Die Leberkörner zeigen sehr geringe Grössenunterschiede. Sie fehlen wohl niemals ganz, sind aber gelegentlich kaum nachweisbar und liegen den Fäden so dicht gereiht an, dass statt des eigentlichen Gerüsts dickere Körnerfäden (Sekretfibrillen) auf das Kapillarlumen einstrahlen. Eine derart reihenweise Anordnung ist bei *Rana esculenta*

häufig zu beobachten (ALTMANN). Die Körner färben sich mit Säurefuchsin und mit Eisenhämatoxylin. Ueber ihre physiologische Bedeutung ist ebensowenig sicheres wie über ihr Auftreten und Verschwinden auszusagen. Sie gleichen den Sekretkörnern seröser Drüsenzellen und stellen wahrscheinlich das eigentliche Lebersekret, das zur Galle wird, vor. Dafür spricht ihre meist deutlich hervortretende Beziehung zu den Gallenkapillaren; indessen wurden sie niemals im Kapillarlumen selbst aufgefunden, müssen deshalb vor der Abgabe verflüssigt werden.

Die Fettkörner sind am besten bei Osmiumkonservierung zu untersuchen. Gute Präparate zeigen sie als verschieden grosse kugelrunde, tropfenartige Massen, die sich verschieden intensiv schwärzen. Das Gerüst ordnet sich dicht um sie herum als Vakuolenwandung an. An minder guten Präparaten ist ihre Form unregelmässig, sie erscheinen wie breitgeflossene Fladen oder Klumpen, aber immer mit runden, wenn auch oft unbestimmten, Konturen. Andere Konservierungsflüssigkeiten bringen sie meist völlig zur Lösung, so dass die Zelle von grossen Vakuolen durchsetzt erscheint, in welchen sie ursprünglich lagen. Die Zelle kann unter Umständen fast ganz von ihnen erfüllt sein (Fettleber ALTMANN).

Bei Osmiumessigsäurekonservierung liess sich noch eine andere Art von Einlagerungen in den Leberzellen, und zwar in vielfach sehr grosser Quantität, nachweisen. Es sind homogene oder feinkörnige, blass blau (Hämatoxylin) sich färbende, Massen, die sich vor allem in basaler Lage, nicht selten aber auch in der ganzen Zelle ausbreiten. Sie erfüllen die Lücken zwischen den Gerüstfäden und stehen zum Gerüst selbst in keiner Beziehung, sind auch nicht, wie das Fett in Vakuolen eingelagert, sondern durchsetzen das Sarc gleichmässig unter Annahme der verschiedensten Formen. Sie repräsentieren das Glykogen, welches in den Leberzellen bei günstiger Ernährung gespeichert wird.

Gallengänge. Gegen die ausführenden Gallengänge hin wird das Epithel der Leberbalken niedriger, die Zellen werden minder voluminös und das Lumen erweitert sich. Die Gallengänge (Fig. 610) selbst zeigen niedrig cylindrische, fast kubische, Epithelzellen mit grossem Kern und hellem Sarc, das ein längsgeordnetes fädiges Gerüst unterscheiden lässt. Von besonderem Interesse ist das Vorkommen entweder nur einer einzelnen Centralwimper oder zahlreicher Wimpern, welche sich, bis auf einen schmalen Randbezirk, über die ganze Oberfläche der Zelle gleichmässig verteilen. Jeder Wimper entspricht ein unmittelbar an der Oberfläche gelegener, aufrecht stehender, Diplochonder, von

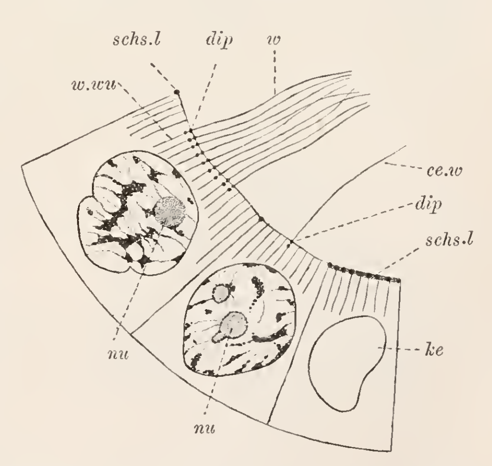


Fig. 610. *Salamandra maculosa*, Gallengangzellen. *ke* Kern, *nu* Nucleolen, zum Teil mit Nucleomrinde, *w* Wimpern, *ce.w* Centralwimper, *dip* Diplochonder, *w.wu* Wimperwurzeln, *schs.l* Schlussleiste.

dem aus sich basalwärts die Wimperwurzel als zarter Faden unschwer bis zum Kern hin verfolgen lässt. Das Nebeneinandervorkommen von Zellen mit einem und mit vielen Diplochondren kann als ein bedeutungsvoller Beweis, neben so vielen anderen, für die Ableitung der Basalkörner von den Centrochondren angesehen werden. Dass der Diplochonder einer Centralwimper bei mitotischen Teilungen die kinetischen Centren einer Spindelfigur liefert, wird bei der Niere ausführlich geschildert werden. — Zwischen den Zellen treten Schlussleisten scharf hervor.

Ueber die Hepatopleura und deren Gefässe siehe bei Bindegewebe.

Pankreas.

Das Pankreas ist eine tubulo-acinöse Drüse des Dünndarms, deren Tubuli nur ein enges Lumen aufweisen und mit kurzen Ausstülpungen (Acini) besetzt sind. Sie liegt als schmaler gelappter Streifen dem Pylorus und vorderen Dünndarmabschnitt an, ein Teil ist auch direkt in das dorsale Mesenterium des Pylorus eingelagert. Zwei Ausführgänge (Ductus pancreatici) sind vorhanden, deren einer dicht hinter dem Magenende in den Darm, deren zweiter in den Gallengang, und zwar nahe an dessen Ende, einmündet. Die Tubuli verlaufen gewunden, sind verzweigt und münden gruppenweise, dicht beisammen, in enge Schaltstücke, die sich zu den Pankreasgängen sammeln, wobei ihr flaches Epithel niedrige Cylinderform annimmt. Eine Eigentümlichkeit des Pankreas repräsentieren die sog. centroacinären Zellen (Langerhans). Es sind platte Elemente, die sich an der Einmündung der Tubuli in die Schaltstücke in Begrenzung des Lumens ersterer finden, derart dass das Tubulusepithel hier zweischichtig erscheint. In Wirklichkeit ist die zweischichtige Ausbildung des Epithels nur eine scheinbare, denn die centroacinären Zellen sind nichts anderes als Zellen des Schaltstückepithels, das sich vom Schaltstück aus noch eine Strecke weit in die Tubuli vorschiebt. Im weiteren Verlaufe der Tubuli fehlen centroacinäre Zellen vollständig. Als zweite Eigentümlichkeit des Pankreas ist das Vorkommen von dichten Zellhaufen (Langerhans'sche Inseln) zwischen den Tubuli anzuführen (siehe darüber weiter unten).

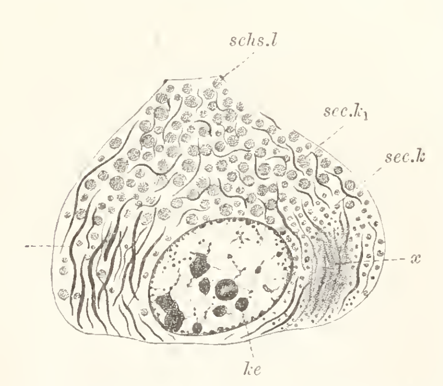


Fig. 611. *Salamandra maculosa*, Larve, Pankreaszelle. *x* Bildungsherd der Sekretkörner (*sec.k*), *sec.k*₁ reife Sekretkörner, *fi* Sekretfibrille, *ke* Kern, *schs.l* Schlussleiste.

Pankreaszellen (Fig. 611). Die Pankreaszellen umgeben auf dem Tubulusquerschnitt etwa zu 5—8 das enge Drüsenlumen und zeigen die Form eines Conus mit schmaler Endfläche. Die Kerne liegen der Basalfläche an, ein wenig seitwärts von der Mitte derselben. Im Sarc sind Fäden und Sekretkörner leicht zu unterscheiden. Besonders deutlich treten erstere basal als Sekretfibrillen neben dem Kern hervor, wo sie dicht gedrängt in welligem, vielleicht

spiral gewundenem, Verlaufe emporsteigen, um sich oberhalb des Kernes freier zu verteilen. Als Sekretfibrillen erweisen sich die Fäden durch Ausbildung eines leicht färbbaren Ueberzuges, der auch an den distalen Abschnitten nicht fehlt, wenn auch hier schwächer entwickelt ist. Tolnoidin färbt die Sekretfibrille blau, durch Eisenhämatoxlin wird sie geschwärzt. Die benachbarten Fibrillen verschmelzen leicht zu einer anscheinend homogenen, etwas blassen, aber gleichfalls in bläulichem Tone sich färbenden, Masse, in der die Fäden nur schwer zu unterscheiden sind. Diese Masse zeigt Neigung zu körnigem Zerfall und es gehen aus ihr die Sekretkörner hervor (Sekretherd), die zunächst nur schwach färbbar sind, bald aber, beträchtlich heranwachsend, sich mit Toluoidin lebhaft grün färben, während Eisenhämatoxylin sie intensiv schwärzt. Die Grösse der reifen Körner wechselt wenig; Neigung zu fein granulärem Zerfall ist selten zu beobachten. — Die Körner liegen vor allem über dem Kerne zwischen den gewunden verlaufenden Fibrillen verteilt, kommen aber auch basal vor.

Dieser Entwicklungsgang des Sekretes ist mit voller Sicherheit festzustellen. Die Sekretbildung ist eine ununterbrochene und nur selten trifft man Zellen, welche der reifen und unreifen Körner entbehren. Als Nebenkerne wurden früher die basal neben dem Kern gelegenen Sekretherde gedeutet, die allerdings, besonders beim ausgewachsenen Salamander, bei dem der Kern einseitig basal gelegen ist, als scharf begrenzte, kompakte Körper erscheinen. Die Täuschung wird nicht allein durch die dichte Zusammendrängung der Sekretfibrillen auf einer Kernseite und durch das Zusammenfliessen der färbbaren Mäntel derselben bewirkt, sondern auch dadurch, dass sich die Fibrillen leicht von der Basis lösen und ihre Enden sich an den Herd, der dann wie ein Knäuel erscheint, anlegen; ferner ergeben sich auch durch Schrumpfung Lücken gegen die benachbarten Seitenwände, die von gewöhnlichen Fäden gebildet werden.

Ihrem färberischen Verhalten nach sind die Sekretkörner Fermentkörner, welche das wichtige eiweissverdauende Ferment des Pankreas, das Trypsin (Kühne), liefern. Die Körner selbst enthalten nur eine Vorstufe desselben, das Zymogen (R. Heidenhain); das Trypsin liegt erst im ausgestossenen flüssigen Sekret vor. Diese interessante Thatsache erweist die successive Reifung der Sekretkörner, deren Entwicklungsgang von der Entstehung an den Sekretfibrillen an ein komplizierter ist.

Die Kerne sind rund oder kurz ellipsoid geformt und entbehren der Einbuchtungen. Das Nucleom kommt in feinen Körnern und dicken unregelmässig begrenzten Balken, Klumpen und Kugeln vor. An letzteren färbt sich nur die Aussenschicht lebhaft, das Innere viel schwächer (Nucleolarsubstanz). Gelegentlich sind Kernteilungsfiguren zu beobachten.

Intercellularräume liessen sich nicht sicher, Schlussleisten dagegen leicht unterscheiden. Vom centralen Lumen aus senken sich Seitenkapillaren zwischen die Zellen, die, gleichfalls an den Berührungslinien der Zellflächen, Schlussleisten in direkter Fortsetzung der am centralen Lumen gelegenen zeigen. Fettkörner kommen manchmal in den Zellen vor.

Die zwischen den Tubuli gelegenen, vereinzelt vorkommenden, Langerhans'schen Zellhaufen sind nach neuesten Unter-

suchungen keine gesonderten Gebilde, sondern nichts anderes als Tubuli im Zustand der höchsten Erschöpfung, die sich nach MANKOWSKI wieder in normale Tubuli zurückverwandeln sollen. Auffallend ist die Versorgung der Haufen mit weiten Blutkapillaren. Die Zellen enthalten feine, schwach acidophile, Körnchen, einen ellipsoiden Kern und zeigen polygonale Umrisse. Die innige Beziehung zum Blutgefässsystem, sowie physiologische Befunde, legen nahe, dass die Zellen durch Bildung einer spezifischen Substanz von Einfluss auf die Zusammensetzung des Blutes (Zuckergehalt) sind.

Pankreasgänge und Schaltstücke. Die Schaltstücke sind enge Kanäle mit plattem Epithel, welches, wie erwähnt, auch die centroacinären Zellen liefert. An der Uebergangsstelle in die Pankreasgänge nehmen die Zellen niedrig cylindrische Form an. Teilungsstadien sind nicht selten nachweisbar. Diplochondren finden sich in oberflächlicher Lage an den Zellen der Pankreasgänge; von ihnen entspringt eine Centralwimper (ZIMMERMANN). Schlussleisten lassen sich leicht feststellen.

Muskulatur.

Quergestreifte Muskulatur. Betrachtet wird die quergestreifte Muskulatur des Körperstammes. Sie zerfällt in Segmente, welche epaxonisch den grossen Rückenlängsmuskel, hypaxonisch die Musculi obliqui externus und internus, den Musculus rectus abdominis, Musculus transversus und Musculus superficialis (serratus?) liefern. Jeder dieser Muskeln besteht aus zahlreichen Myen, welche durch spärliches intermusculäres Bindegewebe (Perimysium) zusammengehalten werden. Speizieller sei der Bau des Rückenlängsmuskels betrachtet. In diesem bildet jedes Myon eine Säule von segmentaler Länge, welche mit beiden Enden an den schräg gestellten Myosepten inseriert. Sie ist auf dem Querschnitt fast kreisrund oder von abgerundet vieleckiger Kontur. Gegen die Cutis hin nimmt die Dicke der Myen ab und auch innerhalb des Muskels selbst finden sich einzelne Myen von geringer Dicke eingestreut.

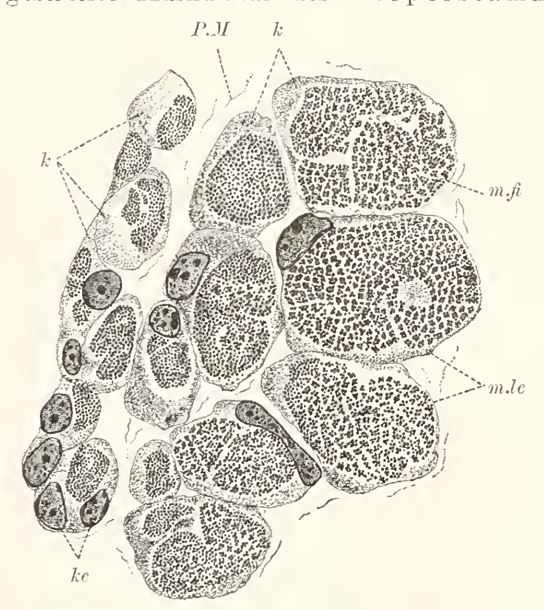


Fig. 612. *Salamandra maculosa*, Larve, äussere Randpartie des Rückenmuskels. Links Myoblasten, zu Myen zusammentretend, rechts ausgebildete Myen. *ke* Kerne, *m.fi* Fibrillensäulchen, dazwischen die COHNHEIM'sche Felderung, *m.le* Myolemm, *k* Körnerhaufen, *P.M* Perimysium.

Jedes Myon (Fig. 612) besteht aus dem Myolemma und davon

ausgehenden interfibrillären Septen, aus den Myofibrillen, einer Anzahl von Kernen, Gruppen von Körnern (Myochondren) verschiedenen Aussehens und aus einer hyalinen Zwischensubstanz (Perifibrillärsubstanz). Das Myolemm bildet eine dünne fein längsfädig struierte Membran, welche das Myon scharf gegen das intermuskuläre Bindegewebe abgrenzt und auch an den Myosepten die schrägen Endflächen als deutliche Kontur überkleidet. Man darf in Hinsicht auf die weiter unten zu schildernden Entwicklungsvorgänge sagen, dass das Myolemm einen langen, an beiden Enden spitz auslaufenden, Sack bildet. An den scheinbar breit endenden Myen der Rückenmuskeln betrifft diese Endigungsweise nur die eigentliche Muskelfaser, deren Fibrillen in verschiedener Höhe am Myolemm, also zum grossen Teil in seitlicher Lage, enden. Es gilt übrigens das Gleiche auch für die spitz auslaufenden Myen des Musculus transversus z. B., an dem auch nicht alle Fibrillen das Faserende erreichen, sondern vorher am Myolemm endigen. — Das Myolemm färbt sich mit der van Gieson-Methode zart rot, die Kittsubstanz ist also der Bindesubstanz verwandt.

Die interfibrillären Septen, welche die gleiche Beschaffenheit wie das Myolemm aufweisen, gliedern das Myon in eine geringe Anzahl unregelmässig umgrenzter und ungleich dicker Bezirke, sind übrigens sowohl auf Quer- als auf Längsschnitten sehr schwer zu verfolgen. Wohl davon zu unterscheiden ist eine Gliederung des Myonquerschnitts, die auf sehr dichter Gruppierung der Myofibrillen zu dünnen, etwa 2—6 Fibrillen umfassenden, Säulchen beruht. Die Säulchen enthalten nur minimale Quantitäten von Perifibrillärsubstanz, derart, dass auf Längsschnitten gewöhnlich die Säulchen als derbe Fibrillen erscheinen. Intercolummnär bildet dagegen die Perifibrillärsubstanz ein deutliches helles, durch gewisse Tinctionsmethoden färbbares, Maschennetz (Cohnheim'sche Felderung). An den jungen Muskelzellen (siehe unten) ist diese Felderung noch nicht deutlich, vielmehr liegen die Fibrillen zunächst ziemlich gleichmässig und dicht verteilt.

Die Kerne, sowie die Körnerhaufen, liegen dem Myolemm, gelegentlich auch den Septen, an, in der hier lokal reichlicher entwickelten Zwischensubstanz. Die Kerne sind von lang ellipsoider Form und enthalten neben feinen, vorwiegend peripher gelegenen, Nucleinkörnern grössere balken- oder kugelförmige Ansammlungen solcher vorwiegend in mittlerer Lage. Letztere zeigen meist nur eine Nucleomrinde, während das Innere von anscheinend homogenem, mit Säurefuchsin sich rot färbendem, Paranucleom eingenommen wird. Alle diese Teile sind am Gerüst angelagert. Ein echter Nucleolus scheint gewöhnlich zu fehlen.

Die Körner (Myo-, bez. Trophochondren) liegen in der hellen Zwischensubstanz entweder als feine Trübung oder sind von mässiger Grösse und färben sich im letzteren Falle intensiv mit Eisenhämatoxylin (schwarz), Toluoidin (blau) und Säurefuchsin (rot). Nicht selten kommen auch grössere und kleinere Fettkörner vor, für deren Nachweis Osmiumkonservierung erforderlich ist. Gerüstfäden scheinen in den verschieden umfangreichen Ansammlungen von Körnern meist ganz zu fehlen, sind wenigstens nicht mit Sicherheit zu unterscheiden.

Myofibrillen (Fig. 613). Die Myofibrillen zeigen dieselbe einfache Querstreifung, wie sie im Tierreich so verbreitet ist und vor allem bei den Arthropoden, siehe z. B. *Branchipus*, beschrieben

wurde. Zunächst ist zu unterscheiden zwischen einer Gliederung (Segmentierung) der Fibrillen und der eigentlichen Querstreifung. Die Segmentierung wird durch Verbindungen der Fibrillen unter-

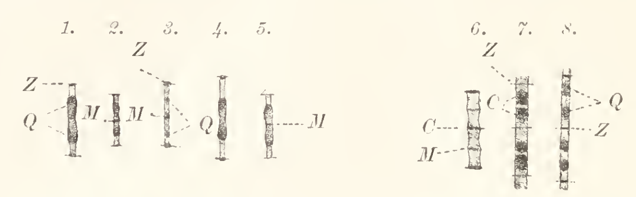


Fig. 613. *Salamandra maculosa*, Larve, Muskelfibrillensegmente, *2. 3.* erschlafft, *1. 4. 5. 7. 8.* im Uebergangsstadium, *6.* im Kontraktionsstadium. *Z* Zwischenstreifen, *M, Q, C* anisotrope Querstreifen. Alle Figuren bei gleicher Vergrösserung gezeichnet.

einander und mit dem Myolemm bedingt und tritt je nach dem Kontraktionszustande der Fibrillen verschieden scharf hervor. Sie zerlegt jede Fibrille in gleichlange Segmente (Fibrillensegmente), deren Grenzen an erschlafften Fibrillen schwärzbare Streifen (Zwischenstreifen oder Z) bilden, die mit den entsprechend gelegenen der benachbarten Fibrillen zusammenhängen. Bei der geringen Grösse der Strukturen lässt sich nicht entscheiden, ob die Verbindungen fädige oder membranöse sind; da die Entwicklung (siehe unten) das erstere Verhalten erweist, so sind sie als Querbrücken zu bezeichnen. An kontrahierten Fibrillen sind sie nur schwierig zu unterscheiden und die Zwischenstreifen werden durch C verdeckt (siehe unten). Z ist schwach anisotrop.

Die eigentliche Querstreifung unterliegt lebhaftem Wechsel im Aussehen während der verschiedenen Funktionsphasen der Fibrille. Das am häufigsten vorliegende und charakteristische Bild sei als Uebergangsstadium bezeichnet. Jedes Fibrillensegment zeigt dann zwei intensiv sich schwärzende doppelbrechende Streifen (Q), die typischen Querstreifen, welche in der Mitte des Segments durch einen hellen, bald breiteren, bald schmäleren, Streifen, der isotrop oder ganz schwach anisotrop ist, getrennt werden (Jm). Zwischen Q und Z liegen verschieden breite, helle isotrope Streifen, die sich nicht färben, und Jq heissen. — Gleichfalls häufig ist das Kontraktionsstadium zu beobachten. Dieses zeigt das Fibrillensegment im ganzen wenig gefärbt; nur in der Höhe der Querbrücken liegt ein anisotroper Streifen vor, der nicht mit Z identisch, sondern durch Verschiebung von Q über J bis zur Höhe der Querbrücken zu Stande gekommen ist. Er führt den Namen Kontraktionsstreifen (C); der übrige Segmentbereich ist nur schwach doppelbrechend bis auf einen, mehr oder weniger deutlich hervortretenden, schmalen mittleren Streifen (Mittelstreifen oder abgekürzt M). — Das dritte, seltener zu beobachtende, Stadium ist das Erschlaffungsstadium. Auf diesem ist Z am deutlichsten zu sehen, da die Fibrille am dünnsten, weil am meisten gestreckt, ist; vielfach dürfte die starke Färbbarkeit von Z auch auf einen Rest von C zu beziehen sein. Der grösste Bereich des Segments, etwa $^2/_3$ desselben und zwar die mittlere Partie, ist stark geschwärzt und bildet einen einheitlichen langen doppelbrechenden Streifen, der als Hauptstreifen oder abgekürzt H zu bezeichnen ist. Sehr dünne Schnitte zeigen ihn meist gegen die Enden hin oder

auch in der Mitte intensiver gefärbt; an manchen Stellen erscheint er aber als gleichmässig beschaffener Streifen, der gegen J nicht sonderlich scharf abgesetzt ist.

Zwischen den 3 genannten Stadien finden sich alle Uebergänge. Die Annäherung von Q an die Querbrücken führt zur Entwicklung von C, wobei in der Mitte des Segments M auftritt. Dieses verlängert sich bei beginnender Erschlaffung, während C verschwindet, rasch zu H und dieses löst sich in beide Q auf (Fig. 614). Wie es bereits bei den Arthropoden ausführlich geschildert wurde, verschiebt sich also die anisotrope färbbare Substanz in der Fibrille und zwar von M aus gegen die Querbrücken hin. Obgleich M nicht immer nachweisbar ist, dürfte es doch vielleicht immer vorhanden sein (siehe bei Arthropoden: *Hydrophilus*); keinesfalls aber ist es, wie Heidenhain will, mit Z zu vergleichen, sondern ein integrierender Bestandteil von A (gesamte anisotrope Substanz). Bestünde Heidenhain's Deutung zu Recht, so müsste eine Beziehung von M zum Myolemm nachweisbar sein; letzteres verläuft aber auf dem Längsschnitt der Faser in gegen auswärts konvexen Bogenlinien von einem Z zum andern und steht demnach von M immer beträchtlich weit ab.

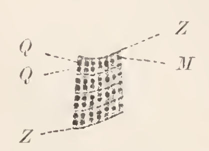


Fig. 614. *Salamandra maculosa*, Larve, Stück einer Muskelfaser, lokale Kontraktionswelle. *Z* Querbrückennetz, *M*, *Q* anisotrope Querstreifen. Fibrillen mit *M* beginnen zu erschlaffen, Fibrillen mit *QQ* bereits wieder im Uebergangsstadium.

Wie bei den Arthropoden entspricht auch bei den Vertebraten der Verlauf der anisotropen, von M ausgehenden, Wellen nicht immer völlig dem Verkürzungszustand der Segmente. Die Segmente haben bei gleichem Aussehen der Querstreifung nicht immer die gleiche Länge. Auf dem Kontraktionsstadium kann das Segment sehr kurz sein, aber auch die Länge des Uebergangsstadiums besitzen. Dieses wiederum kann an Länge das Erschlaffungsstadium übertreffen. In vielen Fällen mag ein solch auffallendes Verhalten aus Verzerrungen der Fibrillen bei der Konservierung sich ergeben; in anderen Fällen dürfte rasch wiederholte Kontraktion die völlige Erschlaffung nicht gestatten; drittens ist die Kontraktion oft wohl überhaupt nur eine unvollkommene. Ferner ist leicht festzustellen, dass eine Fibrille an verschiedenen Stellen ganz verschiedenes Verhalten zeigen kann; besonders gegen die Enden hin verändert sich das Bild oft und zeigt hier, wenn in der Mitte das Kontraktionsstadium vorliegt, vielleicht das Erschlaffungsstadium. Manchmal erscheint ein Myon nur lokal verkürzt; um ein peripheres Centrum breitet sich ein Kontraktionskreis aus, der am Rande in schlaffere Stadien allmählich übergeht. Als derartige Centren wirken die Endigungen der motorischen Nerven. Man kann hier sehr verschiedene Stadien in allmählichem Uebergange nebeneinander beobachten.

An den Muskelfasern sind sowohl motorische, als auch sensible, Nervenendigungen nachgewiesen. Die motorischen Endigungen stellen keine Endplatten, wie bei den Amnioten, vor, sondern erscheinen als freie, spitz auslaufende, Terminalen, in welche die Verzweigungen motorischer Fasern auslaufen und die, wie es scheint, dem Myolemm aufgelagert sind (Kölliker). An den Nervenfaserenden ist nur die Schwann'sche Scheide nachweisbar, die Myelinscheide fehlt. Jede Muskelfaser wird von einer oder von zwei

Nervenfasern, die wieder Teilungsprodukte stärkerer Fasern sind, innerviert.

Durch GIACOMINI wurden sensible Nervenendigungen beschrieben, welche die an die Myosepten sich ansetzenden Muskelfaserenden korbartig umspinnen und gleichfalls perilemmal gelegen sind. Die Terminalen stammen von myelinscheidigen Nervenfasern, die in den Myosepten verlaufen. Die vom Frosch und von den Amnioten bekannten eigenartigen sensiblen Endapparate, welche als Muskelspindeln bezeichnet werden, wurden beim Salamander nicht gefunden.

Entwicklung der Myen. Die Salamanderlarve ist für Untersuchungen über die Entwicklung der Muskulatur ein geeignetes Objekt. An der Aussenseite des Rückenmuskels werden dauernd neue Myen angegliedert, die aus indifferenzierten, gestreckt spindeligen, Zellen mit gleichfalls länglichen Kernen hervorgehen. Diese Myoblasten zeigen ein längsfädig struiertes Sarc (Fig. 615) ohne deutliche Membran; an den zarten, leicht wellig verlaufenden, Fäden sind winzige, mit Eisenhämatoxylin färbbare, Körnchen (Desmochondren) in, wie es scheint, regelmässigen Abständen nachweisbar. Gelegentlich kommen Mitosen vor, welche zur Querteilung der Zellen führen; die Teilstücke wachsen wieder in die Länge aus.

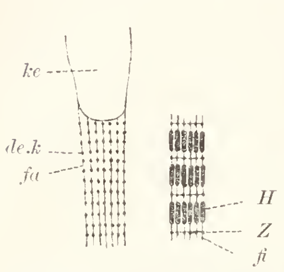


Fig. 615. *Salamandra maculosa*, Bildung der Myofibrillen. *fa* Fäden des Myoblasten mit Desmochondren (*de.k*), *kc* Kern desselben, *H* anisotroper Hauptstreifen der jungen Myofibrillen (*fi*), *Z* Zwischenstreifen.

Die Entwicklung des Myoblasten zur Muskelzelle erfolgt durch Differenzierung der Körnchen längs der Fäden und durch Ausbildung einer zarten Membran, des Myolemms; zugleich verdickt sich die Zelle unter Anhäufung körniger Substanzen lokal zwischen Myolemm und Fibrillen, und wächst entsprechend in die Länge, bis beide benachbarte Myosepten erreicht sind. Das Myolemm ist nichts weiter als die äusserste Fadenlage des Myoblasten, die sich, wahrscheinlich vermittelst der anliegenden Körnchen, zu einer Membran verdichtet. An den jungen Muskelzellen sind längsverlaufende Fäden mit zarten körnigen Verdickungen im Myolemma zu unterscheiden. Die Muskelfibrillen gehen aus den gleichmässig fein gekörnten Fäden des Myoblasten durch verschiedenartige Differenzierung der Körnchen hervor. Ein Teil der Körnchen liefert die Zwischenstreifen und Querbrücken, welch letztere in gleichweiten Entfernungen die junge Muskelfaser durchsetzen und die Fibrillen in Segmente gliedern. Die entstehende Faser zerfällt auf diese Weise in Querfächer, deren jedes an beiden Enden von einem Quernetz begrenzt ist. Man überzeugt sich durch Heben und Senken des Tubus, dass in Wirklichkeit Netze und keine Membranen vorliegen. Ferner lässt sich mit Sicherheit nachweisen, dass die Brücken nicht selbst aus präformierten Fäden des Myoblasten hervorgehen, denn quer geordnete Fäden fehlen in diesem durchaus (gegen MAC CALLUM). Sie sind vielmehr allein vergleichbar den primären Intercellularbrücken der Epithelien, welche Verbindungen von peripher gelegenen Zellfäden zweier Zellen mittelst der Desmochondren vorstellen (siehe vor allem bei Dünndarmepithel vom Frosch). Die Quer-

netze verbinden die Myofibrillen auch mit dem Myolemm, das an den Anheftungsstellen leicht eingezogen erscheint.

Ob die anisotropen Streifen der Fibrillen aus den übrigen Desmochondren, die an den Myoblastfäden nachweisbar sind, hervorgehen, bleibt fraglich, ist aber im höchsten Maasse wahrscheinlich. Zwischen den Quernetzen treten an den Fäden stark schwärzbare Streifen auf, deren Entstehung nicht genau festgestellt werden konnte. Niemals wurde eine gleichmässige Schwärzung der ganzen jungen Myofibrille beobachtet, wie Godlewski sie angiebt; vielmehr gliedert sich die Fibrille sofort in Segmente, an denen A von J aufs deutlichste zu unterscheiden ist. A bildet den langen Hauptstreifen (H), der rasch sich in beide Q auflöst, anfangs aber völlig einheitlich ist.

Die jungen Fibrillen verlaufen schnurgerade und erscheinen in den doppelbrechenden Streifen wesentlich dicker als die Fäden des Myoblasten, aus denen sie sich entwickeln. Von den isotropen Streifen lässt sich nichts bestimmtes in dieser Hinsicht aussagen; jedenfalls scheint später kein Unterschied in der Stärke zu A vorzuliegen. Man hat an den jungen Zellen, deren Fäden nicht auf einmal, sondern successive, gruppenweise, sich in Myofibrillen umwandeln, Gelegenheit beiderlei Bildungen miteinander zu vergleichen und es lässt sich mit voller Bestimmtheit angeben, dass die Myofibrillen Elementarstrukturen darstellen und nicht durch Verklebung mehrerer Zellfäden entstehen. Die beträchtlichere Dicke, die man scheinbar an Myofibrillen funktionierender Myen feststellt, erklärt sich daraus, dass man an Längsschnitten der Myen gewöhnlich Muskelsäulchen vor sich hat, in denen die einzelnen Fibrillen nicht immer leicht zu unterscheiden sind.

Jeder Myoblast entwickelt nur eine verhältnismässig geringe Zahl von Myofibrillen und es lassen sich nicht die geringsten Anzeigen einer Vermehrung der Fibrillenzahl durch Längsspaltung nachweisen (gegen Heidenhain und Godlewski). Die Ausbildung der grossen Myen vollzieht sich durch Aneinanderlagerung und Verschmelzung einer grösseren Anzahl von jungen Muskelzellen, welcher Vorgang an der Peripherie der wachsenden Muskeln der Salamanderlarve mit Sicherheit zu beobachten ist (auch von Godlewski angegeben; siehe ferner bei Arthropoden: *Branchipus*). Man erkennt dicht aneinander gedrängt eine Anzahl junger Zellen, deren Fibrillen eine dichte Gruppe bilden und die, wegen der Kürze des ganzen jungen Elements, die Kerne oft noch in enger Benachbarung zeigen. Aus den sich berührenden Flächen der Myolemmen gehen die Septen des ausgebildeten Myons hervor. Die Kerne verteilen sich beim Wachstum des jungen Myons, dessen Fibrillen sämtlich zur vollen Länge auswachsen, gleichfalls über dessen volle Länge und liegen bald dicht bei einander, bald weiter getrennt. Es lässt sich mitotische Vermehrung derselben, mit der möglicherweise auch Vermehrung der Fibrillen Hand in Hand geht, feststellen; später beobachtet man auch amitotische Kernvermehrung. Während zunächst die syncytiale Natur der Myen aus gruppenweiser Anordnung der Fibrillen, aus eingeschobenen Körnermassen und Kernen, oft sehr deutlich erhellt, drängen sich später die Fibrillen dichter zusammen, die oben beschriebenen Säulchen bildend, und Körnermassen und Kerne liegen vorwiegend peripher.

Glatte Muskulatur. Glattfaserige Myen finden sich vor allem am Darm, wo sie am Pylorussphinkter am günstigsten zu untersuchen

sind. Ueber die Anordnung der Fasern siehe bei visceralem Bindegewebe; hier werden nur die feineren Strukturen betrachtet. Die glattfaserigen Myen sind immer einzellige Elemente, deren Fasern an den Enden spitz auslaufen und den Kern nebst spärlichem Sarcrest umschliessen. Die Fasern bestehen aus Myofibrillen, welche der ganzen Länge nach gleichartige Beschaffenheit zeigen und durch eine spärliche Kittsubstanz zusammengehalten werden. In der Kernregion lassen sie einen spindeligen Raum im Faserinnern frei, in dem der Kern nebst den an beiden Kernenden in sehr geringen Mengen nachweisbaren Sarcresten gelegen ist. Auch neben dem Kern dürften äusserst spärliche Mengen indifferenzierten Sarcs vorkommen, da sich hier ein Diplochonder vorfindet, in dessen Umgebung allerdings eine Sphäre nicht nachgewiesen werden konnte (gegen Lenhossek, siehe bei Säugern). Der Fibrillenüberzug ist am Kern auf der einen Seite schwächer als auf der anderen; der Diplochonder liegt gegen die dickere Fibrillenansammlung hin gewendet (Lenhossek).

Die Kerne sind langgestreckt und zwar um so länger, je gedehnter die Faser selbst ist. Sie enthalten reichlich Nucleinkörner lose verstreut oder zu gröberen Klumpen und Balken, die vorwiegend axial liegen, zusammengeballt. In einigen dieser Nucleomansammlungen erkennt man mit Säurefuchsin sich rot färbendes Paranucleom eingelagert. Mitosen kommen nicht selten zur Beobachtung und führen zur Teilung der Muskelzelle in der Querrichtung. — Die Muskelfasern sind untereinander nicht durch Intercellularbrücken verbunden, wie verschiedenfach behauptet ward, sondern werden durch ein zartes netziges Bindegewebe zusammengehalten.

Bindegewebe.

Betrachtet wird der Reihe nach das dermale, axiale, viscerale und parietale Bindegewebe, wobei zugleich Knorpel und Knochen, als Differenzierungen des axialen Gewebes, Besprechung finden. Im allgemeinen sei hervorgehoben, dass elastische Fasern der Salamanderlarve noch fast vollkommen zu fehlen scheinen (siehe jedoch bei Chordascheide).

Dermales Bindegewebe. Die Entstehung des dermalen Bindegewebes ist noch nicht völlig klar gelegt. Die äussere straffe Faserlage (Lederhaut = Corium, eigentliche Cutis) entsteht vom Cutisblatt der Ursegmente aus; die Beteiligung des axialen Divertikels (sog. Sklerotom) an der Bildung desselben wird angegeben, ist aber noch nicht einwandfrei erwiesen. Ebenso ist die Genese des Unterhautbindegewebes (subkutanes Gewebe) noch erneuter Untersuchung bedürftig. Ohne Zweifel stellt das Sklerotom die Hauptquelle für die Bildung desselben vor; doch soll, nach Maurer, auch das Cutisblatt zur Bildung beitragen, da letzteres sich schon an jungen Stadien in freie Elemente auflöst, deren Schicksal im einzelnen allerdings wohl kaum mit voller Sicherheit festgestellt wurde. Die endothelartig angeordnete Schicht von Corioblasten, die man beim Auftreten des Coriums unter diesem vorfindet, erscheint als sekundäre Bildung; ihre Entstehung wäre noch genauer zu verfolgen.

Das Corium entbehrt an der jungen Larve noch völlig der zelligen Elemente; die zugehörigen Corioblasten liegen ihm, wie erwähnt, basal in einfacher endothelartiger Schicht innig an. Im

subkutanen Gewebe verteilen sich freie Zellen in einer reichlich entwickelten hyalinen Zwischensubstanz; Bindefasern kommen hier nur spärlich vor. Gegen das intramuskuläre Bindegewebe (Perimysium), sowie gegen die Myosepten und gegen das Längsseptum hin. liegt keine scharfe Grenze vor. — An der älteren. zur Verwandlung schreitenden, Larve lockert sich das Corium auf. Es dringen die Corioblasten ein, ferner auch Kapillaren, die im subkutanen Gewebe, nebst stärkeren Gefässen, von Anfang an vorhanden sind. Pigmentzellen liegen immer in beiden Lagen, vor allem dicht unter der Corioblastenschicht der Larve. Ueber die Ableitung der im Epiderm vorhandenen Pigmentzellen siehe unten. Ferner kommen in beiden Lagen sensible Nerven vor, deren Fasern ins Epiderm dringen und sich hier in Terminalen auflösen. Bei Entwicklung der Hautdrüsen sinken letztere in die Cutis ein und tragen vor allem mit zur Auflockerung derselben bei. Die an den Drüsen sich ausbildenden glatten Muskelfasern sollen vom Epiderm stammen, dürften sich wohl aber eher von Elementen der Cutis ableiten.

Bindezellen. Zum Studium der Bindezellen bedarf es besonders guter Konservierung, da die zarten Ausläufer der Zellen leicht schrumpfen. Die Form der Zellen ist eine äusserst mannigfaltige; von membranartiger und kurzkolbiger Form bis zur fast völligen Auflösung in ein äusserst zartes plasmatisches Maschenwerk giebt es alle Uebergänge. Man studiert speziell die endothelartig aneinander schliessenden Corioblasten der jungen Larve am besten an flächenhaften Anschnitten. Sie erscheinen auf dem Querschnitt stark abgeplattet, membranartig, mit leicht gegen das subkutane Gewebe vorgewölbtem Kernabschnitt; auch der Kern ist abgeplattet. Fortsätze ins Corium scheinen durchaus zu fehlen. Erst nach Einwanderung der Zellen ins Corium an älteren Larvenstadien, sind derbere Fortsätze zu unterscheiden, die sich nach allen drei Dimensionen verteilen. Reiche Verästelung kommt vor allem den leichter zu untersuchenden Zellen des subkutanen Gewebes (Fig. 616) zu, deren Ausläufer in dem an Bindefasern armen gallertigen Enchym deutlich hervortreten. Die Zellkörper haben Spindel- oder Sternform, vorwiegend die letztere, und die nach verschiedenen Richtungen ausstrahlenden Fortsätze lösen sich früher oder später in ein zartes Maschenwerk auf,



Fig. 616. *Salamandra maculosa,* Enchymgewebe einer Extremität. *b.z* Bindezelle, *for* Fortsätze der Bindezellen.

das die Zwischensubstanz gleichmässig durchsetzt und Endigungen nicht sicher erkennen lässt. Im Sarc ist fädige Struktur des Gerüsts (Flemming) mit Sicherheit nachweisbar (Fig. 617). Die Fäden verlaufen leicht wellig longitudinal; sie treten bei Eisenhämatoxylinschwärzung ziemlich deutlich hervor und zeigen zarte körnige An-

schwellungen (Desmochondren). Zwischen den Fäden sind Körner nicht nachweisbar. Der Kern ist immer eingebuchtet und nicht selten stark gelappt. Er enthält reichlich Nucleom in lose verteilten Körnchen oder in mannigfaltig begrenzten Balken, an deren grösseren ein heller homogener Inhalt sich mit Säurefuchsin rot färbt (Nucleolarsubstanz, siehe Epiderm).

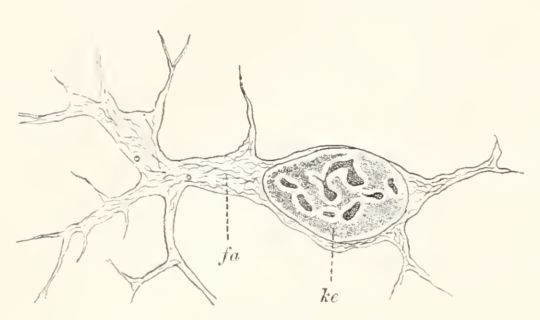


Fig. 617. *Salamandra maculosa*, Larve, Bindegewebszelle, nach FLEMMING. *ke* Kern, *fa* Sarcfäden.

Ein Diplochonder ist in der Nähe des Kerns im Zellkörper mit Sicherheit nachweisbar. Er wird weder von centrosomaler Substanz, noch von einer deutlichen Sphäre, umgeben und es bleibt fraglich, ob die Fäden radial auf ihn einstrahlen. Seine Längsachse ist rechtwinklig zum Kern gestellt.

Die Fäden sind auch im Maschenwerk, wenngleich schwieriger, zu unterscheiden und dürften an den feinsten Fortsätzen fast völlig isoliert verlaufen; derartig zarteste Maschenlinien sind nur an den besten Stellen der Präparate zu unterscheiden, da sie ungemein leicht schrumpfen und sich dann an andere dicht anlegen. Man stellt übrigens mit Sicherheit fest, dass die Maschenlinien meist feinsten Membranen angehören; die Fortsätze erscheinen vorwiegend flächenhaft entwickelt und untereinander durch eine, bei Eisenhämatoxylinfärbung gelblich getönte, Grundsubstanz verbunden (siehe unten).

Neben den geschilderten, reich verästelten, Zellen finden sich auch kurze plump-konische oder fast kuglige Elemente, besonders an der Grenze von Corium und subkutanem Gewebe, die den Kern an dem einen abgerundeten Ende gelegen und hier nur von einer dünnen Sarcschicht umgeben zeigen, während der entgegengesetzte, stumpf oder verästelt auslaufende, Zellabschnitt, gegen welchen hin der Kern mehr oder weniger tief eingebuchtet, zum mindesten lappig begrenzt ist, aus dicht gedrängt liegenden, wellig und längs verlaufenden Fäden besteht, deren dichte Häufung eine meist lebhafte Färbung des Sarcs bewirkt. Ein Diplochonder ist auch hier im dichten Fadenwerk, dem Kerne genähert, vorhanden. Diese auffallenden Zellen gleichen durchaus manchen der im Rückenmark vorkommenden Hüllzellen (siehe dort). Es sind stark kontrahierte, wandernde Bindezellen, deren spezifischer Charakter sich erst am Bestimmungsort entwickelt. Alle Uebergänge zu den beschriebenen reich verästelten Elementen lassen sich nachweisen; so zieht sich besonders häufig das sarcreiche Zellende in einen langen Fortsatz aus, von dem wieder Aeste abzweigen; es treten feine Fortsätze am Zellkörper auf u. s. f. Am spärlichsten verzweigt erscheinen immer die im Corium gelegenen Corioblasten.

Enchym, Grundsubstanz und Bindefasern. Ueber das Enchym siehe weiter unten. — Die Bindefasern sind im Corium sehr leicht, schwieriger wegen ihrer zarten Beschaffenheit im subkutanen Gewebe zu erkennen. Um sie hier von plasmatischen Fortsätzen scharf zu unterscheiden, bedarf es einer günstigen Doppel-

färbung, als welche sich am meisten Vorfärbung mit Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit der van Gieson-Mischung empfiehlt. Die Sarcfortsätze schwärzen sich dabei; die Bindefasern dagegen färben sich rot, nur im Corium bleiben sie gelegentlich auch schwarz, ohne dass dadurch die Deutlichkeit des Präparates beeinträchtigt würde. Die Bindefasern verlaufen entweder frei in der hyalinen Zwischensubstanz oder in Anlehnung an das plasmatische Maschenwerk des subkutanen Gewebes. Sie sind im allgemeinen bandförmig und bestehen wieder aus zarten Fibrillen, die durch eine sehr spärliche Grundsubstanz verbunden werden. Wo sich die Fasern, auch verschiedener Verlaufsrichtung, begegnen, stehen sie oft in Fibrillenaustausch. Freie Endigungen sind nicht nachweisbar; entweder geht eine Faser, mittelst des Fibrillenaustausches, allmählich in andere über oder sie löst sich in ihre Fibrillen auf, diese verblassen allmählich und dürften in den zarten Grundsubstanzlamellen, welche die Sarcmaschen abschliessen, verschwinden. Aus diesem Verhalten ergiebt sich, dass die Fibrillen nur Verdichtungen der Grundsubstanz sind, die selbst wieder ein Abscheidungsprodukt der Bindezellen in der Zwischensubstanz vorstellt. Keinesfalls sind die Bindefibrillen von Sarcfäden abzuleiten (gegen Flemming).

Von einer Umbildung der Zellfäden in Bindefibrillen kann schon deshalb keine Rede sein, weil die im Vergleich zu den zarten plasmatischen Fortsätzen und Häutchen kräftigen Bindefasern gerade vielfach in Anlehnung an jene auftreten (Flemming), aber in gar keiner Beziehung zu den Zellkörpern und stärkeren Fortsätzen stehen. Sie können nur als Verdichtungen der Grundsubstanz gelten, die wiederum ohne allen Zweifel ein Abscheidungsprodukt des Sarcs, spez. des Hyaloms, ist. Die Grundsubstanz tritt, wie an Stellen, wo sie reichlicher entwickelt ist, z. B. im Corium, mit ziemlicher Sicherheit nachgewiesen werden kann, als feine Granulation auf, aus der sich die Fibrillen herausdifferenzieren dürften. In den erwähnten Häutchen, welche das Enchym durchsetzen, jedenfalls aber keine völlig abgeschlossenen, sondern mehr oder weniger deutlich kanalartig geformte Räume umgrenzen, sind die Fäden an sehr günstigen Stellen von den übrigen Bestandteilen unterscheidbar; sie sind immer leicht geschwärzt und von Strecke zu Strecke geschwellt, verlaufen auch wellig und nicht völlig parallel zu einander; die Fibrillen dagegen schwärzen sich nicht, sind völlig glatt und verlaufen in den Fasern genau parallel zu einander. Sie emanzipieren sich übrigens leicht von den plasmatischen Maschen und entstehen auch im Corium und anderorts durchaus unabhängig davon.

Die Fasern verlaufen im Corium longitudinal und cirkulär, in eine Anzahl Schichten mit wechselnder Verlaufrichtung gesondert. Je mächtiger das Corium beim Wachstum des Tieres wird, desto mehr lockert sich die Schichtung auf und die Fasern bilden schliesslich nur ein Flechtwerk, das unter dem Epiderm aus zarteren Elementen besteht als tiefer.

Das Corium wird auch durchsetzt von radialen Fasern, die in das subkutane Gewebe einstrahlen. Es sind Elemente von verschiedener Stärke, die sich zum Teil verlieren oder, je nach ihrer Lage entweder ins axiale Gewebe vordringen oder das subkutane Gewebe der Flossen quer durchsetzen und auf der anderen Seite wieder ins Corium eindringen. Im subkutanen Gewebe verlaufen die Fasern

in der Hauptsache, wie im Corium, parallel zur Oberfläche, aber in ungemein lockerer Anordnung.

Das Enchym erfüllt alle Räume innerhalb des geschilderten Maschennetzes des subkutanen Gewebes und erscheint als primäre Bindesubstanzbildung, in der Grund- und Fasersubstanz erst sekundär auftreten. Es ist von hyaliner, völlig klarer, Beschaffenheit und repräsentiert zweifellos ein Ausscheidungsprodukt der Bindezellen, das aus deren Hyalom hervorgeht und von der Lymphe, welche gleicher Abstammung sein dürfte, zunächst nicht scharf gesondert ist.

Am ausgebildeten Salamander, dessen dermales Bindegewebe mächtig verdickt ist und die Hautdrüsen umschliesst, sind Cutis und subkutanes Gewebe nicht mehr scharf gesondert und letzteres nur durch lockrere Entwicklung des Fasergewebes unterschieden. In den tiefen Coriumschichten verlaufen die kräftigen, zu Bündeln angeordneten, Fasern flächenhaft in verschiedenen Richtungen; sie bilden eine derbe Lage, welcher die grossen Giftdrüsen aufruhen und von der aus in den Intervallen zwischen den Drüsen gleichfalls derbe, sich durchflechtende, Bündel aufsteigen, welche im Umkreis der Drüsenhälse und der weit kleineren Körper der Schleimdrüsen, wieder zu einem dichten Lager mannigfach orientierter, zum grossen Teil flächenhaft verlaufender, Fasern zusammenfliessen. Die oberste Schicht des Coriums ist, mit Ausnahme einer flächenhaft entwickelten Faserschicht unmittelbar unter dem Epiderm (Grenzlamelle), am lockersten ausgebildet und zeigt nur zarte Faserzüge in netziger Anordnung; doch dringen an den Drüsenhälsen die derberen Faserbildungen bis zum Epiderm vor; auch strahlen radiale Fasern in die Grenzlamelle ein. Die lockere Schicht ist vor allem Sitz der reichen Pigmentierung der Haut, die von der des Epiderms wohl gesondert ist (siehe bei Pigmentzellen). In unmittelbarer Umgebung der Drüsen sind kräftige dichte Grenzlamellen entwickelt, die sich scharf vom übrigen Fasergewebe abheben. Während an der Larve elastisches Gewebe noch ganz in der Haut vermisst wird, kommt es dem ausgebildeten Salamander reichlich zu und ist vor allem an der Grenze von Corium und subkutanem Gewebe stark entwickelt. Hier verlaufen die zu Netzen verbundenen elastischen Fasern vor allem in flächenhafter Anordnung innerhalb der Bindefaserbündel und folgen letzteren auch in die aufsteigenden Züge, sowie in die obere Lage in Umgebung der Drüsenhälse, wobei ihre Anordnung der der Bindefasern entspricht. Die oberste Cutislage und die dermale Grenzlamelle bleiben ziemlich frei von ihnen; ebenso fehlen sie in den Grenzlamellen der Drüsen, scheinen jedoch in geringer Entfernung davon besonders reich als elastisches Fasernetz entwickelt zu sein. — Die Bindezellen zeigen nichts besonderes. Von den Gefässen sei nur erwähnt, dass Kapillaren besonders reichlich in der obersten Coriumlage, sowie in Umgebung der Drüsenlamellen vorkommen. — Auf weitere Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. Im wesentlichen stimmen die hier geschilderten Verhältnisse bei Urodelen und Anuren überein (siehe die Arbeit von Tonkoff über die elastischen Fasern der Froschhaut).

Axiales Bindegewebe, Myosepten, Perimysium. Alle drei hier zu besprechenden Bindegewebsarten gehen aus den axialen Divertikeln (Sklerotomen) der Ursegmente hervor, doch soll, nach den Angaben von Maurer, an der Bildung des Perimysiums sich auch das Cutisblatt beteiligen. Eine scharfe Grenze liegt bei den

drei Geweben weder gegeneinander, noch gegen die Cutis vor. Zu unterscheiden sind überall Bindezellen, Grundsubstanz, Bindefasern und eine hyaline Zwischensubstanz; diese drei Elemente stimmen strukturell völlig mit den entsprechenden der Cutis überein; doch fehlt an verschiedenen Punkten ein Enchym vollständig und nimmt die Grundsubstanz abweichende Beschaffenheit an (Knorpel und Knochen).

Nerven, Gefässe und Pigmentzellen finden sich überall in den genannten Bindegeweben.

Das axiale Bindegewebe ist im allgemeinen faserreicher als das dermale, vor allem in jenen Bezirken, welche an die Skeletelemente (Wirbel, intervertebraler Knorpel und Rippen) angrenzen. Die Myosepten sind gleichfalls faserreich; faserarm dagegen ist das intramuskuläre Bindegewebe (Perimysium), das an und für sich äusserst spärlich, gegen die Cutis hin etwas reichlicher, entwickelt ist; es stellt in der Hauptsache ein zartes Plasmanetz in den Lücken zwischen den einzelnen Myolemmen dar. Je dichter die Faserung, um so dichter liegen auch die Zellen und um so weniger deutlich tritt das oben geschilderte plasmatische Netz hervor, das von den feineren Ausläufern der Zellen gebildet wird. So wenig wie in der Cutis lässt sich entscheiden, ob im Netze eine Verschmelzung oder nur eine dichte Aneinanderlagerung der Ausläufer der verschiedenen Zellen vorliegt.

Die Bindefasern verlaufen in Umgebung der Skeletteile vorwiegend cirkulär. Ein Ligamentum longitudinale dorsale superius fehlt; dagegen findet sich in dem schmalen Raume zwischen den Wirbelkörpern, beziehentlich intervertebralen Knorpeln, und den Rückenmarkshäuten, ventral vom Rückenmark, ein Ligamentum dorsale inferius. In den Myosepten ist der Verlauf vorwiegend ein radialer und die betreffenden Fasern gesellen sich dermalwärts zu den Fasern des subkutanen Gewebes oder auch des Coriums, axialwärts zu den cirkulär verlaufenden perichondralen oder periostalen Fasern, wobei unter Fibrillenaustausch verbindende Netze gebildet werden. Zum Teil dringen die radialen Fasern direkt in den Knochen ein und verlieren sich hier (Sharpey'sche Fasern).

Rückenmarkshäute (ältere Larven). In Umgebung des Rückenmarks bildet das axiale Bindegewebe zwei zarte faserig struierte Häute, deren äussere kräftigere die Dura mater, deren zarte innere die Pia mater vorstellt. Zwischen beiden findet sich ein System von Lymphspalten, das in seiner Gesamtheit als Subduralraum bezeichnet wird und als Andeutung einer Arachnoidea aufzufassen ist. In der Pia mater, welche eine dünne Neurallamelle bildet, finden sich reichlich Kapillaren und Pigmentzellen; erstere dringen, von sehr zarten Adventitien umgeben, in das Rückenmark ein und bilden hier Schlingen. An der Pia mater inserieren die Füsse der Stützzellen des Markes; über das Eindringen von Hüllzellen siehe bei Nervensystem. Die Dura mater lässt eine faserige Struktur leicht erkennen. Sie liegt der Pia mater lokal eng an, ist dagegen an anderen Stellen durch die erwähnten platten Lymphräume gesondert, die von einzelnen Faserzügen durchsetzt werden. Beide Häute enthalten Zellen vom bekannten Bau; an den Ursprungsstellen der Nervenwurzeln schlagen sie sich in deren bindige Scheiden um.

Zwischen die Dura mater und das zarte Periost der oberen Bögen und Wirbelkörper schaltet sich ein weiter Lymphraum (Epidural-

raum) ein, der bei den Anuren das Kalkorgan, die spinale Fortsetzung des Ductus endolymphaticus, umschliesst. Er wird von feinen Faserzügen durchsetzt, welche Dura mater und Periost mit einander verbinden. Näher kann auf diese Bildungen hier nicht eingegangen werden.

K n o r p e l (Fig. 618). Knorplig ausgebildet sind die Rippen, oberen Bogen und intervertebralen Ringe. Auf Gliedmassen, Gürtel,

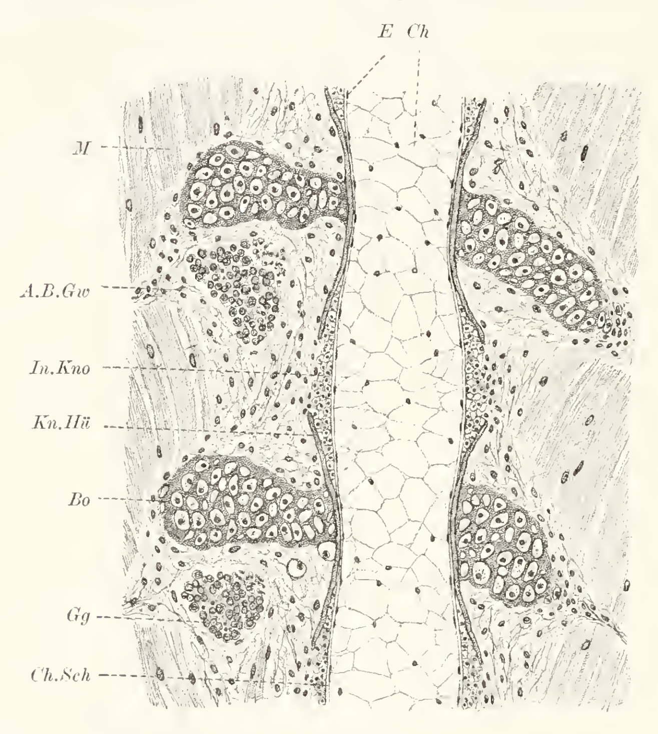


Fig. 618. *Salamandra maculosa*, L a r v e , C h o r d a l ä n g s u n d U m g e b u n g. *Ch* Chorda, *E* Chordaepithel, *Ch.Sch* Chordascheide, *Gg* Spinalganglion, *In.Kno* Intervertebraler Knorpel, *Kn.Hü* Knochenhülse, *Bo* oberer Bogen, *A.B.Gw* axiales Bindegewebe, *M* Rückenmuskel.

Kiemenbogen und Schädel wird hier nicht eingegangen; der Chordaknorpel wurde bei der Besprechung der Chorda abgehandelt. Die spezielle Betrachtung sei mit dem h y a l i n e n K n o r p e l begonnen. Zunächst entstehen die o b e r e n B o g e n an der Larve. Sie setzen sich an die Knochenhülsen (siehe Uebersicht) in deren mittlerer Länge, dem oberen Rande genähert, an und steigen schräg nach rückwärts empor, sich über dem Rückenmarke zum B o g e n d a c h e vereinigend. Dicht unter dem Dache sendet jeder Bogen einen kurzen Fortsatz nach hinten und einen längeren nach vorn (G e l e n k f o r t s ä t z e); der hintere greift über den vorderen des folgenden Wirbels über. Später als die Bogen entstehen die R i p p e n , von denen wiederum die gabligen Ansatzstellen zunächst auftreten, und zwar zuerst das obere Köpfchen (T u b e r c u l u m), das sich an die Bogenbasis anlegt, später das untere (C a p i t u l u m), das an der Knochenhülse, dem vorderen Rande genähert, inseriert. Die Rippen, sog. Fleischrippen, verlaufen

im Myoseptum fast direkt gegen aussen hin, nur leicht nach abwärts gekrümmt und, gleich dem Septum, schräg nach rückwärts sich biegend.

Die Zellen (Fig. 619) des hyalinen Knorpels sind regelmässig geformte, meist einseitig etwas abgeplattete, Ellipsoide mit scharfen glatten Konturen. Die jugendlichen Zellen jedoch, die vor allem an den wachsenden Enden der Gelenkfortsätze und Rippen gut zu beobachten sind, gehen ohne scharfe Grenze in die benachbarten Bindezellen über, indem sie sich, entsprechend der Knorpelendfläche, spindelig ausziehen. Umgekehrt nehmen die verästelten Bindezellen des angrenzenden Bindegewebes (Perichondrium) in Annäherung an den Knorpel gedrungenere Gestalt, unter Verlust der Fortsätze, an. Die Verwandtschaft der Knorpelzellen mit den Bindezellen dokumentiert sich ohne weiteres in der Struktur. Man unterscheidet im Sarc, das einen zunächst dünnen, später voluminösen, Mantel um den grossen länglichrunden Kern bildet, ein feines dicht gedrängt liegendes Fadenwerk. Die von FLEMMING beschriebenen Fäden verlaufen parallel zur Oberfläche, in leichten Wellenlinien sich durchflechtend (?); man kann sie an guten Präparaten auf lange Strecken verfolgen und überzeugt sich dabei, dass sie sich nicht untereinander verbinden, sondern nur überkreuzen, ferner dass sie nicht völlig glatt begrenzt sind, sondern fein gekörnelt erscheinen (Desmochondren). Ein Diplochonder ist nahe am Kern nachweisbar; Centrosomen und Sphären fehlen.

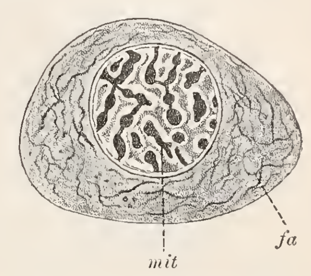


Fig. 619. *Salamandra maculosa,* Larve, Knorpelzelle lebend. Nach FLEMMING. *fa* Sarcfäden, *mit* Mitom.

Während im Sarc der jungen Knorpelzelle ausser den Fäden keine geformten Elemente zu unterscheiden sind, treten später Körnchen auf, die sich mit Hämatoxylin blau, mit Toluoidin rötlich violett, färben. Sie liegen einzeln oder zu unregelmässig geformten Klumpen und Brocken zusammengedrängt und verfliessen schliesslich zu einer homogenen Masse, die dem stark schrumpfenden Gerüst anliegt und in ihrer intensiven Färbbarkeit völlig der Knorpelsubstanz gleicht. Die Zelle ist dann deutlich alveolär struiert.

Die Kerne erscheinen an den jugendlichen Zellen bei rundlicher oder länglicher Form fein gelappt, gleich denen der Bindezellen, denen sie im übrigen auch völlig ähneln. Sie sind reich an Nucleom, das sich in Form kleiner Körnchen und derber Balken und Klumpen verteilt. Mitosen sind selten, aber sowohl an jungen, wie an älteren, Zellen zu beobachten; Zellteilungen zeigt jeder angeschnittene Knorpel.

Die hyaline Knorpelsubstanz (Fig. 620) erscheint meist homogen, lässt aber an feinen Schnitten und bei günstiger Färbung unterscheiden zwischen Fibrillen und einer spezifisch färbbaren Grundsubstanz (Knorpelgrundsubstanz). Die Fibrillen sind durchaus identisch mit denen des anliegenden Bindegewebes, in welche sie auch direkt übergehen, so dass die Verbindung des Knorpels mit dem Perichondrium eine überaus innige ist. Sie verlaufen in der Hauptsache cirkulär zu den Zellen und sind bald als sehr zarte Streifung, bald als feine Punktierung in der Grundsubstanz nachweisbar. Die Grundsubstanz geht an den peripheren Wachstumspunkten

unmerklich in die Grundsubstanz des Perichondriums, also in die typische Grundsubstanz, über. Sie färbt sich intensiv blau mit Hämatoxylin, violett rötlich mit Toluoidin, bleibt dagegen hell bei Eisenhämatoxylinfärbung. Die Knorpelsubstanz giebt beim Kochen Knorpelleim (Chondrin). Zunächst mässig entwickelt, tritt sie später immer mächtiger auf, so dass am erwachsenen Tiere die Zellen durch breite Knorpelsubstanzlagen gesondert sind. Dabei hebt sich oft die zuletzt entstandene, den Zellen unmittelbar benachbarte, Schicht durch dunklere Färbung ab und wird als Knorpelkapsel unterschieden. Bei der Zellteilung tritt die Knorpelsubstanz zwischen den Tochterzellen bereits auf, wenn diese noch mit stumpfer Fläche aneinanderstossen, und bildet eine dünne Scheidewand, die allmählich an Dicke zunimmt, während zugleich die Zelle wieder ellipsoide Form gewinnt. Bei diesen Teilungen finden ohne Zweifel lokal Resorptionen der Knorpelsubstanz statt; in der Hauptsache vermehrt sich letztere jedoch dabei (endogenes Wachstum).



Fig. 620. *Rana esculenta*, Sternalknorpel. *kno.z* Knorpelzelle, *x* desgl. nach Teilung, *ke* Kern, *kno.su* Knorpelsubstanz.

Die Entstehung der Knorpelgrundsubstanz wie der eingelagerten Fibrillen ist ebensowenig im einzelnen genauer bekannt, wie die gleichen Vorgänge beim Bindegewebe. Indessen deutet die Ablagerung von Körnchen im Zellleibe, die sich wie die Grundsubstanz färben, darauf hin, dass auch (siehe bei dermalem Bindegewebe) letztere aus feinen Körnermassen, die vom Zellleibe stammen und nach aussen abgeschieden werden (Sekretion), hervorgeht. Keineswegs kann aber von einer direkten Umbildung der peripheren Zellregionen in die Knorpelsubstanz die Rede sein, wogegen schon spricht, dass die Knorpelkapseln der Fibrillen, die sich von den Zellfäden ableiten sollen, noch entbehren (J. Schaffer).

Der intervertebrale Knorpel unterscheidet sich von dem Bogen- und Rippenknorpel durch grössere Verwandtschaft zum Bindegewebe. Der Uebergang zu letzterem ist an der schmalen Unterbrechung der Knochenhülsen ein so allmählicher, dass die Grenze, wo Knorpel aufhört und Bindegewebe anfängt, nicht leicht scharf zu ziehen ist. Bei jungen Larven, deren Knorpel intervertebral nur einen sehr dünnen und schmalen Ring im Umkreis der Chorda bildet, ist überhaupt der bemerkenswerteste Charakter des hyalinen Knorpels, die spezifische Grundsubstanz, noch nicht vorhanden. Erst bei Ausbreitung und Verdickung des Ringes wird sie färberisch an den Randpartien desselben, also an jenen Teilen, die am weitesten unter die Knochenhülse vorgeschoben sind, nachweisbar.

Die Zellen sind zunächst lang spindelförmig und cirkulär zur Chorda angeordnet. Je weiter entfernt vom Bindegewebe, aus dem sie hervorgingen, um so kürzer und gedrungener werden sie und um

so breiter werden auch die umgebenden Hüllen von Knorpelsubstanz. Diese ist sehr deutlich fibrillär struiert und zwar verlaufen die als Bindefibrillen aufzufassenden Elemente parallel zur Zellachse, also cirkulär. Zwischen ihnen findet sich die gleiche spärliche Grundsubstanz, wie in den Bindefasern; erst später tritt die Knorpelgrundsubstanz an deren Stelle. Die Struktur der Zellen gleicht zunächst ganz der der Bindezellen; es lassen sich hier sogar längs verlaufende, die typischen Charaktere zeigende, Fäden verhältnismässig leicht erkennen. Später tritt, bei Verknorpelung und Verdickung der Grundsubstanz und bei Abrundung der Zellen, die beschriebene Körnelung im Sarc auf.

Die Kerne sind zunächst, wie die Zellen, sehr in die Länge gestreckt, nehmen später aber auch rundliche Form an. Ihre Struktur zeigt nichts besonderes. Mitosen kommen vor und führen in gleicher Weise, wie beim Bogen- und Rippenknorpel, zur Zellvermehrung und zum Knorpelwachstum.

Knochen. Der Knochen tritt zunächst als dünner Belag in Umgebung der Chordascheide, spez. der Elastica derselben, auf, und bildet intersegmental (vertebral) gelegene, durch schmale Lücken getrennte, Glieder (Wirbelhülsen). Später entwickelt sich, während die Hülsen zugleich an Dicke gegen aussen hin zunehmen, ein dünner Knochenbelag auch an den Bogen, zuerst an deren vorderen und hinteren Kanten, und zuletzt auch an den Rippen. Der Bogenbelag verdickt sich besonders an den genannten Kanten und zwar derart mächtig, dass jeder Bogen später gegen vorn und hinten zu lang geflügelt erscheint.

Die Beziehungen des Knochens zum Bindegewebe sind während der Entwicklung noch innigere als die, welche der Knorpel aufweist; nach Fertigstellung des Knochens löst sich indessen die Verbindung, derart dass das Periost ziemlich leicht vom Knochen abgezogen werden kann, während das Perichondrium am Knorpel dauernd fest haftet. Die entstehende Wirbelhülse gleicht völlig einer zellenfreien Grenzlamelle. Die zugehörigen Zellen liegen den Hülsen aussen an; erst später werden sie, bei Dickenzunahme letzterer, eingelagert.

Die Knochenzellen (Osteoblasten) schliessen sich in ihrer Form aufs engste an die Bindezellen an. Wie diese am Corium, bilden sie an der jungen Hülse einen endothelartigen Ueberzug flach ausgebreiteter, membranartiger Zellen mit verdicktem Kernabschnitt. Die periphere Begrenzung dieser Zellen lässt sich nicht sicher feststellen; Fäden der bekannten Art sind im Sarc zu unterscheiden, körnige Einlagerungen fehlen. Wenn die Zellen in die Knochensubstanz einsinken, nehmen sie Spindelform an und zeigen einige Fortsätze, die aber nicht weit zu verfolgen sind. Strukturelle Veränderungen werden dabei nicht nachweisbar.

In der Knochensubstanz sind wie in der fasrigen Bindesubstanz zweierlei Elemente nachweisbar, nämlich leimgebende Fibrillen und Grundsubstanz.

Die Fibrillen, welche völlig denen der Bindesubstanz gleichen, verlaufen dicht geordnet in den Wirbelhülsen in cirkulärer, in dem Knochenbelag der Bogen und Rippen in longitudinaler Richtung. Radial aus dem Bindegewebe einstrahlende Fasern (Sharpey'sche Fasern) lösen sich in ihre Fibrillen auf, welche divergierend unter den übrigen verschwinden. Je älter der Knochen, desto tiefer dringen

natürlich diese Fasern gegen die innere Knochengrenze vor. Die Fibrillen werden durch spärliche Grundsubstanz zusammengehalten. Diese unterscheidet sich von der Grundsubstanz des Bindegewebes durch den Gehalt an Kalksalzen, welche vorwiegend kohlen- und phosphorsauren Kalk repräsentieren. Die Kalksalze treten nicht sofort mit der Knochensubstanz auf, vielmehr ist letztere zunächst kalkfrei und gut schneidbar; sie kommen erst bei der Metamorphose der Salamanderlarve zur Entwicklung und erscheinen dann mit der organischen Grundlage chemisch aufs innigste verbunden.

Viscerales Bindegewebe. Das viscerale Bindegewebe unterscheidet sich von dem dermalen und axialen durch Entwicklung einer weichen, mit der van Gieson-Färbung sich hellrot tingierenden, Grundsubstanz, in der die Bindezellen sich verästeln und Bindefibrillen reichlich auftreten. Die Bindezellen erscheinen ebenso reich verästelt, wie im subkutanen Gewebe. Die Bindefibrillen bilden dünne Fasern, die in der Nähe des Enteroderms flächenhaft verlaufen, dagegen zwischen den Drüsen des Magens mannigfach orientiert sind und im ganzen netzige Anordnung zeigen (retikuläres Bindegewebe). Dicht unter den Epithelien des Verdauungsrohrs und der Drüsen bilden sie zarte geschlossene Faserschichten; homogene Grenzlamellen sind nicht nachweisbar. Elastisches Gewebe fehlt noch vollständig.

Man unterscheidet am Magen und Dünndarm der älteren Larve folgende Lagen des visceralen Blattes. Zu innerst liegt die bindegewebige, locker struierte, Tunica propria, in welche die Drüsen eingesenkt sind. Sie bildet mit dem Epithel zusammen die Mucosa oder Schleimhaut des Darms und enthält gegen aussen, an der Grenze zur Submucosa, dicht unter den Drüsen hinwegziehend, die zarte Muscularis mucosae, die am Darme noch nicht gesondert ist. Es folgt die bindegewebige Submucosa (Unterschleimhaut) und weiterhin die eigentliche Muskelhaut oder Muscularis des Darms; zu äusserst liegt das Peritoneum, bestehend aus einer sehr zarten Faserschicht (Serosa) und dem Endothel.

Auf Anordnung und Beschaffenheit der Blut- und Lymphgefässe des Darmes wird hier nicht eingegangen: besonders die genauere Kenntnis des Lymphgefässsystems ist noch eine unvollständige. Lymphdrüsen fehlen vollständig. Die strukturelle Beschaffenheit der Muskulatur wurde schon bei Muskulatur berücksichtigt; die Anordnung der Muskelfasern ist in den verschiedenen Lagen folgende. Die Muscularis mucosae besteht aus einer dünnen Schicht von zarten Längsfasern; die Muskelhaut aus der inneren Ringmuskellage, welche am Pylorus mächtig verdickt ist (Pylorussphinkter) und aus der dünnen äusseren Längsmuskellage. Zwischen den Muskelfasern findet sich in sehr spärlicher Menge Bindegewebe. Innerhalb der Muskelhaut, zwischen Ring- und Längsfaserlage, breitet sich ein ganglióser sympathischer Nervenplexus aus (siehe genaueres bei Säugern).

An der Leber ist retikuläres Bindegewebe zwischen den Balken nicht sicher nachweisbar und erscheint auf die unmittelbare Umgebung der grösseren Gefässe beschränkt. Unter dem peritonealen Endothel liegt eine zarte Faserhaut (Serosa), welcher gegen innen zu in grosser Menge Leukocyten eingelagert sind. Ueber diese siehe weiter unten; der Bau der Hepatopleura wird eingehend

bei den Säugern berücksichtigt werden. Es kommt dort auch das bemerkenswerte Endothel der Kapillaren zur genaueren Besprechung.

Am Pankreas ist ein die Tubuli umhüllendes retikuläres Bindegewebe in sehr zarter Ausbildung nachweisbar. Es hängt mit der gleichfalls sehr zarten Serosa zusammen, die vom peritonealen Endothel überzogen wird.

Parietales Bindegewebe. Das parietale Bindegewebe besteht lateral und ventral nur aus dem Peritoneum, liefert dagegen dorsal auch das Bindegewebe der Nieren und Gonaden. Das Peritoneum zeigt den gleich einfachen Bau wie am Darm und besteht aus einem stark abgeplatteten Endothel mit unterliegender zarter Faserschicht. Das Bindegewebe der Niere ist von äusserst lockerer retikulärer Beschaffenheit (siehe Darm) und wird von Kapillaren und Lymphräumen reichlich durchsetzt. Rechts und links von der Aorta treten die Grenzstränge des Sympathikus mit ihren Ganglien an älteren Larven auf; in der Nähe derselben finden sich immer reichlich Leukocyten in lebhafter Vermehrung begriffen. Aehnliche Bildungsherde von Leukocyten liegen auch in Benachbarung der Genitalfalten.

Pigmentzellen. Von Pigmentzellen sind mit Sicherheit zwei Arten (Fig. 621) zu unterscheiden, die nebeneinander, in schwankender Menge, vor allem im dermalen Bindegewebe und zwar hier besonders in flacher Schicht dicht unter dem Corium, aber auch im übrigen Bindegewebe, vorkommen. Die eine Art besitzt runde, dunkle, gelbbraune Körner, die sich bei vitaler Tinktion mit Methylenblau grün verfärben; die etwas grösseren und länglichen Körner der anderen Art haben eine helle, gelbliche Eigenfärbung und nehmen Farbstoffe nicht an. Die ersteren reagieren auf Temperaturerhöhung und man trifft sie dann vielfach zu kugelförmigen Ballen kontrahiert; ihre Ausläufer verästeln sich reich und sind vorwiegend schlank. Die letzteren dagegen verändern ihre Form bei Temperaturerhöhung nicht, man trifft sie nur selten kontrahiert und ihre reich verästelten Fortsätze zeichnen sich durch flächenhafte Entwicklung aus. Beide Zellarten zeigen Schwankungen im Pigmentgehalt. In den dunklen Zellen finden sich neben den Pigmentkörnern auch farblose Körner, die bei Methylenblaufärbung sich blau tingieren. Jugendliche Zellen zeigen die Körner blasser als

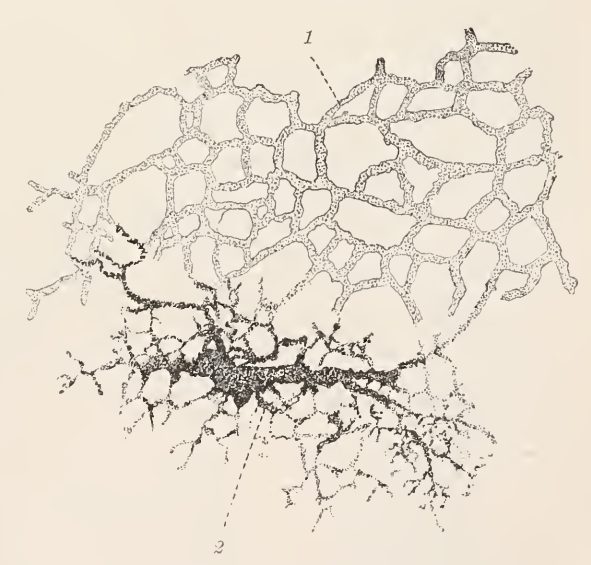


Fig. 621. *Salamandra maculosa,* Larve, beide Arten von Pigmentzellen. Nach FISCHEL. *1* helle, *2* dunkle Art.

ausgewachsene, reich verästelte. Das Pigment erscheint daher an ursprünglich helle Körner (Pigmentbildner) gebunden und als Bildungsprodukt derselben (FISCHEL u. a.).

Die Kerne zeigen das typische Verhalten (siehe Epiderm). Das Sarc erweist sich an gestreckten Fortsätzen längsfädig struiert; an den Fäden reihen sich die Pigmentkörner auf. Die Kontraktion der Pigmentzellen besteht entweder bloss in einer Verlagerung der Körner in die Kernnähe, oder in einer völligen Einziehung der Fortsätze. — Neben dem Kern lässt sich an günstigen Präparaten eine helle Centrophäre mit kinetischem Centrum nachweisen.

In den Intercellularlücken des Epiderms sind immer relativ kleine, schlank verästelte, Pigmentzellen anzutreffen, die im Aussehen der Körner den dunklen Pigmentzellen gleichen. Oft ist ihr Pigmentgehalt nur ein geringer; dagegen enthalten sie nicht selten Einschlüsse, die sich von gefressenen Erythrocyten ableiten (H. RABL). Da eine Einwanderung dunkler Zellen der Cutis in das Epiderm nicht beobachtet wurde, so sind die epidermalen Pigmentzellen als besondere Zellart aufzufassen. Nach RABL repräsentieren sie eingewanderte pigmentbildende Leukocyten.

Ueber die Herkunft des Pigments in den Aussenzellen des Epiderms siehe bei Epiderm. Mitotische Teilungen sind bei allen drei Arten von Pigmentzellen zu beobachten.

Klasmatocyten. Im Bindegewebe, vor allem im subkutanen Gewebe, finden sich vereinzelt oder häufig merkwürdige Zellen, die von RANVIER entdeckt und als Klasmatocyten bezeichnet wurden. Sie zeigen sehr verschiedene Form und besitzen ungemein lange, oft fadenförmige und lokal geschwellte, Fortsätze, die sich über ein grosses Gebiet ausbreiten. Im Zellkörper und in den Fortsätzen finden sich Körner bald dicht, bald locker, eingelagert, die sich mit Hämatoxylin und Toluoidin blau färben; intra vitam werden sie durch Nilblausulfat gefärbt (FISCHEL). Nach RANVIER u. a. gehen die Klasmatocyten aus Leukocyten hervor und geben ihre Körner durch Zerfall der Fortsätze (Klasmatose) an die Gewebe, für deren Ernährung sie von Wichtigkeit erscheinen, ab. Sie gehören deshalb in die Kategorie der Speicherzellen.

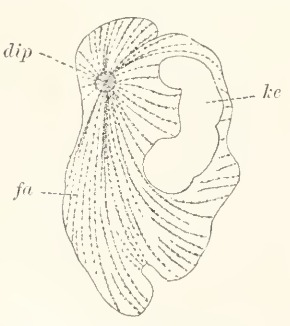


Fig. 622. *Salamandra maculosa*, polymorphkerniger Leukocyt aus dem bindigen Lebersaum. *ke* Kern, *dip* Diplochonder innerhalb des Centrosoms, *fa* radial geordnete Sarcfäden mit Desmochondren.

Leukocyten (weisse Blutzellen). Die Leukocyten (Fig. 622) finden sich vereinzelt in allen Organen, sowohl im Bindegewebe, wie in den ecto- und entodermalen Epithelien verstreut; ganz besonders häufig aber trifft man sie im bindegewebigen Saum der Leber und an den erwähnten Vermehrungspunkten im Bindegewebe der Niere (siehe bei parietalem Bindegewebe). Ihre Gestalt zeigt beträchtliche Verschiedenheiten. Sie sind bald fast kugelförmig, bald abgeplattet, bald mit Fortsätzen von mässiger Länge und plumper Form ausgestattet. Gleichfalls mannigfaltig ist die Gestalt des polymorphen Kernes. Selten ist der Kern rund und nur durch feine Einschnitte undeutlich gelappt; fast immer erscheint er abgeplattet und zugleich ein-

seitig tief eingebuchtet, oft so tief, dass er die Form einer Sichel annimmt. Ringformen sind gleichfalls häufig. Ferner ist seine Gestalt oft infolge des Druckes der Umgebung leicht gedreht oder in die Länge verzerrt. Mehrkernige Leukocyten kommen gelegentlich vor. Die Struktur des Kerns entspricht der der Deckzellen des Epiderms. An einem fädigen Gerüst verteilen sich einzelne Nucleinkörner oder Klumpen solcher. Grössere nucleolenartige Gebilde verhalten sich im Innern abweichend färberisch (Paranucleom). Die Lage des Kernes ist eine einseitige in der Zelle.

Im Sarc sind Fäden gut zu erkennen. Sie strahlen sämtlich auf ein kinetisches Centrum ein, das dem Kern mehr oder weniger genähert meist central, in der grössten Sarcansammlung, liegt. Falls der Kern ringförmig ist, liegt das Centrum oft im Ringlumen. Günstige Präparate lassen folgende Strukturen unterscheiden. Um einen Diplochonder, von dem meist nur ein Korn zu erkennen ist, fügt sich innig ein wenig umfangreicher Hof, der sich mit Eisenhämatoxylin leicht schwärzt, so dass die Körner nur bei starker Extraktion des Farbstoffes zum Vorschein kommen. Der Hof ist gegen aussen mässig scharf begrenzt und als Centrosom zu bezeichnen. Zum Centrosom stehen sämtliche Gerüstfäden in Beziehung, indem sie von der Zellperipherie aus, völlig gestreckt oder leicht bogig gekrümmt, gegen dasselbe einstrahlen und in ihm fixiert sind. Sie zeigen deutlich kornartige Anschwellungen; diese (Desmochondren) verteilen sich sehr regelmässig. Sie fehlen nur in unmittelbarer Nähe des Centrosoms, bilden dafür aber oft einen um so deutlicheren Ring in einiger Entfernung von demselben. Der körnerfreie Saum, der sich färberisch abweichend verhält, repräsentiert eine Sphäre. Sowohl die interlinare Substanz der Centrosomen, wie der Sphären, ist als Differenzierung des Hyaloms unter Einfluss der Diplochondren aufzufassen (siehe bei Niere und Gonade weiteres).

Die Formveränderungen der Zelle, welche die Wanderung derselben ermöglichen, werden ohne Zweifel durch Kontraktion der Sarcfäden vermittelt. Alle Fäden sind im kinetischen Centrum fixiert. Bei Vergleich dieses Gerüstzustandes mit den Strahlungen sich teilender Epithelzellen (siehe Niere), erscheint es als selbstverständlich, dass die Radien nur Fadenhälften darstellen. Jeder Faden, der mit beiden Enden an der Zellperipherie inseriert, biegt sich in seinem mittleren Verlaufe unter mehr oder weniger spitzem Winkel dem kinetischen Centrum zu. Die Zellperipherie wird, da allenthalben Fäden auslaufen, allein von der basalen und distalen Endfläche gebildet, während Seitenflächen ganz unterdrückt sind (siehe im allgemeinen Teil, Cytologie, Cyte, Allgemeines).

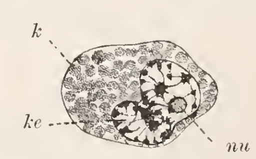


Fig. 623. *Salamandra maculosa*, Mastzelle aus Lebersaum. *ke* Kern, *k* eosinophile Körner, *nu* Nucleolus.

Nicht selten kommen Leukocyten vor (Fig. 623), in deren Sarc verschieden grosse Mengen von Körnern eingelagert sind, die sich mit Eosin rot, mit Toluoidin grün und mit Eisenhämatoxylin schwarz färben. Oft sind die Zellen derart von Körnern erfüllt, dass alle anderen Strukturen, ausser dem Kern, verschwinden. Wenn die Erfüllung eine minder reiche ist, zeigt sich in Hinsicht auf Gerüst und kinetisches Centrum kein Unterschied zu den körnchenlosen Lymphzellen. Die Grösse der Körner ist nicht selten eine ziemlich beträchtliche.

Diese eosinophilen Leukocyten werden auch als Mastzellen bezeichnet, da sie Reservestoffe speichern.

Teilungen der Lymphzellen sind häufig zu beobachten und ergeben dieselben Bilder, wie sie bei Nierenzellen nähere Beschreibung finden.

Ueber Leukocyten von geringer Grösse (Leukoblasten) siehe bei Blutzellen (Blutgefässsystem).

Blutgefässsystem.

Blutgefässe. Es wird hier nur auf die strukturelle Beschaffenheit der Gefässwände eingegangen; betreffs des Verlaufs der Gefässe siehe die kurzen Mitteilungen der Uebersicht. Zur Besprechung kommen die Wandungen der Arterien, Venen und der Kapillaren.

Die Wand der Aorta und zugleich aller übrigen Arterien besteht aus dem Endothel (Vasothel), einer zarten Grenzlamelle (Intima), einer cirkulär faserigen einfachen Muskelschicht (Media) und einer dünnen Lage längsfaserigen Bindegewebes (Externa oder Adventitia), die in das umgebende Bindegewebe übergeht. Die Endothelzellen sind langgestreckt und schmal und zeigen ein deutlich längsfädig struiertes Sarc. Die Fäden unterscheiden sich von den benachbarten Muskelfibrillen der Media durch etwas geringere Dicke, weniger regelmässigen Verlauf und zartkörnige Beschaffenheit. Die Kerne sind gleichfalls langgestreckt und zeigen die vielfach geschilderte Struktur.

Die Intima bildet eine zarte lamellenartige Faserschicht, deren Ableitung von besonderen Bindezellen oder vom Endothel fraglich bleibt. Elastisches Gewebe ist noch nicht nachweisbar.

Die Muskelschicht wird von platten Zellen mit cirkulär verlaufenden glatten Myofibrillen, die sich in flacher Schicht nebeneinander anordnen, gebildet. Der gleichfalls in cirkulärer Richtung verlängerte Kern liegt zwischen den Fibrillen. Diese schwärzen sich leicht mit Eisenhämatoxylin.

In der Adventitia finden sich längsgeordnete spindelige Bindezellen und zwischen ihnen, dicht gelagert, longitudinale Bindefibrillen von welligem Verlauf, in einer spärlichen Grundsubstanz.

Die starken Venen, z. B. die Vena abdominalis magna, zeigen die gleichen Strukturen wie die Arterien. Die später nachweisbaren Differenzen, die in schwächerer Ausbildung der Muscularis und Adventitia bestehen, entwickeln sich erst allmählich, wenn die Wandung der Arterien beträchtliche Verdickung erfährt.

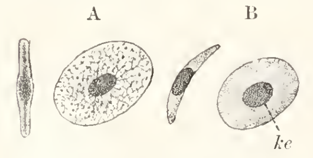


Fig. 624. *Rana esculenta*, Erythrocyten, von der Fläche und von der Kante gesehen, gleiche Vergrösserung, A mit PERENYI'scher, B mit Formol-MÜLLER'scher Flüssigkeit konserviert. *ke* Kern.

An den Kapillaren findet sich nur ein sehr flaches Endothel und eine gleichfalls sehr zarte Intima. Muskelfasern fehlen hier.

Rote Blutzellen (Erythrocyten). Die roten Blutzellen (Fig. 624) finden sich in den Gefässen, gelegentlich aber auch frei in den Geweben, z. B. im Epiderm. Sie sind sehr regelmässig begrenzt, von der Form einer flachen, beiderseits leicht eingebuchteten, Linse mit abgerundeten Kanten, elliptischem Flächenumriss und leichter

mittlerer Verdickung innerhalb der erwähnten Einbuchtung, welche Verdickung der Lage des Kerns entspricht. Lebend erscheinen sie durchaus homogen und von gelblicher Farbe, die sich aus ihrem Hämoglobingehalt erklärt. Fixiert sind sie oft geschrumpft; das Sarc ist dann hell, von einem spärlichen Gerüst durchsetzt, und enthält Körner in sehr verschiedener Menge, die sich mit Toluoidin grün, mit Eosin rot färben. Die Körner erscheinen als Reste einer in vivo dicht verteilten sehr zarten Granulation, welche alle Gerüstlücken erfüllt; am besten erhält sich der gleichmässige Füllungszustand an Osmiumpräparaten. Der Kern ist von sehr dichter Struktur, erscheint oft völlig homogen und besitzt dann nicht die typische Färbbarkeit. Eine Zellmembran (Limitans?) ist vorhanden.

Neben den Erythrocyten finden sich in den Gefässen noch sog. Spindelzellen, Leukocyten und Hämatoblasten. Die Spindelzellen sind Jugendstadien der Erythrocyten, welche des Hämoglobins noch entbehren. Ihre Form wechselt, kann aber meist bei Seitenansicht als kurz spindelförmige bezeichnet werden; bei Flächenbetrachtung erscheint sie oval. Der Kern ist grösser als in den Blutzellen und dicht, aber deutlich körnig, struiert. Es finden sich Uebergänge zu jungen Erythrocyten, indem Hämoglobin in den heranwachsenden Zellen auftritt und die Zellform sich entsprechend verändert.

Die vereinzelt vorkommenden Leukocyten zeigen nichts besonderes. Häufiger sind die Hämatoblasten, die auch als Leuko- und Erythroblasten bezeichnet werden können. Es sind kleine Elemente, die fast nur aus einem runden, manchmal leicht lappig eingebuchteten, Kern bestehen und durch Wachstum zu den Spindelzellen werden. Sie erscheinen als Ausgangspunkt aller Blutzellen (siehe auch bei *Ammocoetes* und bei den Säugern (Knochenmark)).

Die Bildung der Erythrocyten erfolgt in den Gefässen und in der Milz (ob im Knochenmark?). Man findet in den Gefässen der Larven alle Uebergangsstadien zwischen den Hämatoblasten und Spindelzellen, sowie zwischen letzteren und den Erythrocyten. Alle genannten Elemente, auch die jungen Erythrocyten, besitzen das Vermögen der Fortpflanzung durch indirekte Kernteilung; selbst die fertigen Erythrocyten sind noch bei der Larve vermehrungsfähig (Flemming).

Niere.

Jede Niere (Urniere, Fig. 625) besteht aus hintereinander geordneten, dicht benachbarten und vielfach aufgeknäuelten, Kanälchen, welche mit einer wimpernden Oeffnung (Nephrostom) in die Leibeshöhle, mit einer wimperlosen (Nephroporus) in den ausführenden oder Wolff'schen Gang einmünden. Dieser verläuft von der Herzregion bis zur Harnblase, in welche er auf der dorsalen Seite einmündet. Am Vorderende steht er zur Vorniere, auf die hier nicht eingegangen wird, in Beziehung. Es folgt bis ans hintere Ende der Magenregion eine lange Strecke, im Bereich welcher dem Wolff'schen Gange nur Rudimente von Kanälchen anlagern. Die eigentliche Urniere dehnt sich von der Magenregion bis in die Beckenregion aus. Sie tritt in der Rumpfregion durch Entwicklung von Zellsträngen in Beziehung zur Gonade. Die Stränge entwickeln sich bei den ♂ zu den Vasa efferentia des Hodens, bei den ♀ bleiben sie rudimentär (Parovarium).

Vom WOLFF'schen Gange spaltet sich in beiden Geschlechtern der MÜLLER'sche Gang ab, der aber nur bei den ♀, als Ovidukt, funktioniert, wobei sich der grosse Vornierentrichter zur Tuba entwickelt; bei den

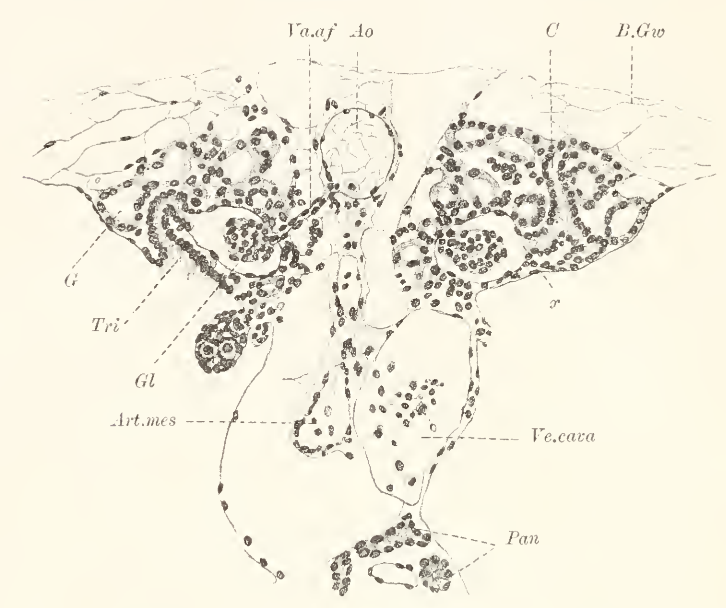


Fig. 625. *Salamandra maculosa*, Larve, Nierenregion. *Ao* Aorta, voll Erythrocyten, *Va.af* Vas afferens des Glomerulus (*Gl*), *Art.mes* Darmarterie, *Tri* Nierentrichter, *x* Mündung des Wimperkanals in die BOWMANN'sche Kapsel, *C* Drüsenkanal, *G* WOLFF'scher Gang, *B.Gw* Bindegewebe, *Pan* Pancreas. Von den Gonaden ist nur die linke dargestellt.

♂ bleibt der Gang rudimentär. Während bei den ♀ der Rumpfabschnitt der Urniere dauernd neben dem Beckenabschnitt als Niere funktioniert und allein der WOLFF'sche Gang den Nephrodukt bildet, übernehmen bei den ♂ der Rumpfabschnitt und der WOLFF'sche Gang (Vas deferens) vorwiegend die Ausführung der Spermien (Geschlechtsniere) und die eigentliche oder Beckenniere entwickelt gesonderte Ausführgänge (Ureteren), die erst an der Harnblase sich mit dem WOLFF'schen Gange vereinigen.

Die Nierenkanälchen sind segmental, aber nur bei der Anlage myomer, später in weit grösserer Zahl als Muskelsegmente vorliegen, angeordnet. An der Beckenniere des ausgebildeten Tieres, die den hinteren Abschnitt der Urniere vorstellt, ist keine segmentale Anordnung der Kanäle mehr nachweisbar. Die dichte Benachbarung der vielfach gewundenen Kanälchen erschwert es, ein einzelnes in seinem ganzen Verlaufe zu verfolgen. Auf den Schnitten bildet daher jede Urniere ein kompaktes Organ, das im lockeren parietalen Bindegewebe zu Seiten und unterhalb der Aorta liegt. Auf dem Querschnitt hat es dreieckige Gestalt und wendet eine Fläche dorsalwärts, eine gegen die Aorta und das Mesenterium, die dritte gegen die Leibeshöhle hin.

Jedes Kanälchen beginnt mit dem Nephrostom, das an der ventralen Fläche medialwärts, nahe der Gonadenfalte, gelegen ist. Die zugehörigen Wimperzellen gehen allmählich in das wimperlose

flache peritoneale Endothel über. Auch der enge Anfangsteil der Kanälchen ist bewimpert (Wimperkanal) und verläuft gewöhnlich nahe an der ventralen Fläche lateralwärts. Es zweigt von ihm ein gleichfalls wimpernder Nebenkanal medialwärts ab, der sich am blinden Ende zu einer runden Blase, unter Abplattung seiner Zellen und Verlust der Wimpern, erweitert (BOWMANN'sche Kapsel). In die BOWMANN'sche Kapsel ist ein Blutgefässknäuel (Glomerulus), der die Kapselwand vor sich herstülpt, eingesenkt. Man bezeichnet Kapsel und Glomerulus zusammen als MALPIGHI'sches Körperchen. Die MALPIGHI'schen Körperchen liegen in einer longitudinalen Reihe und berühren sich oft direkt.

Der Wimperkanal geht unvermittelt über in einen etwas weiteren und viel längeren, grosszelligen Abschnitt, der sich mehrfach aufwindet, im wesentlichen aber in der lateralen Region der Niere verläuft. Nach der Beschaffenheit seiner Zellen wird er als Drüsenkanal bezeichnet. Es folgt auf ihn ein etwa ebenso langer Abschnitt von geringerer Dicke und mit niedrigeren Zellen, welche sehr deutlich längs gestreift sind. Dieser auch secernierende Abschnitt sei hier wegen der auffälligen Struktur seiner Zellen als Streifenkanal unterschieden. Er windet sich vornehmlich im dorsalen und medialen Bereiche der Niere auf, geht aber zum Schluss lateralwärts und mündet in den ventral und lateral gelegenen WOLFF'schen Gang ein.

Wimperzellen. Diese bald ziemlich flachen, bald niedrig cylindrischen, Zellen zeigen ein fein längsfädiges Sarc, welchem distal, im mittleren Bereiche, ein Busch langer, leicht schwärzbarer, Wimpern aufsitzt. Jeder Wimper entspricht an der Zellgrenze ein ansehnliches Basalkorn, die insgesamt, wegen dichter Gruppierung, den Eindruck einer dicken Basalplatte machen und nur an sehr dünnen Schnitten gesondert erscheinen. Die Wimperbüschel sind, soweit sie dem Kanälchen angehören, gegen rückwärts gewendet; am Nephrostom wenden sie sich direkt der Leibeshöhle zu.

BOWMANN'sche Kapsel. Das Epithel der BOWMANN'schen Kapsel ist ein sehr flaches, in welchem die gleichfalls abgeplatteten Kerne niedrige Vorwölbungen bilden. Es geht am Kapselstoma unter allmählicher Verdickung in das Wimperepithel über. Im membranös entwickelten Sarc sind Gerüststrukturen nur andeutungsweise zu erkennen. Im Bereich des Glomerulus erscheint die Form der Epithelzellen, entsprechend den mannigfachen Konturen des Kapillarknäuels, sehr variabel.

Drüsenzellen (Fig. 626). Das Aussehen der Drüsenzellen ist ein wechselndes. Sie sind von etwa würfelförmiger Gestalt, manchmal platter, manchmal auch höher; der Kern ist in der Hauptsache oval geformt, aber durch mehr oder weniger tiefe Einschnitte undeutlich gelappt. Die Oberfläche der Zelle trägt einen Stäbchensaum von geringer Höhe. Selten ist sie glatt begrenzt, meist springt sie mehr oder weniger stark vor, so dass derart die Zelle im mittleren Bereich der Endfläche die doppelte Höhe der durch Schlussleisten markierten Seitenflächen erreichen kann. Diese Vorwölbung des Sarcs, die meist nur die mittlere Region der Zelle einnimmt, ist als Exkret- oder Sekrethügel zu bezeichnen. Der Stäbchensaum ist gewöhnlich nur seitlich am Hügel zu unterscheiden.

Wie die Form wechselt, so auch die Beschaffenheit des Sarcs. Immer sind längsverlaufende Fäden von gekörnter Beschaffenheit zu

erkennen. Die Körnchen färben sich mit Eisenhämatoxylin leicht schwarz, mit Säurefuchsin rötlich, mit Toluoidin bläulich; sie sind als Desmochondren aufzufassen. Die Fäden setzen sich direkt in die

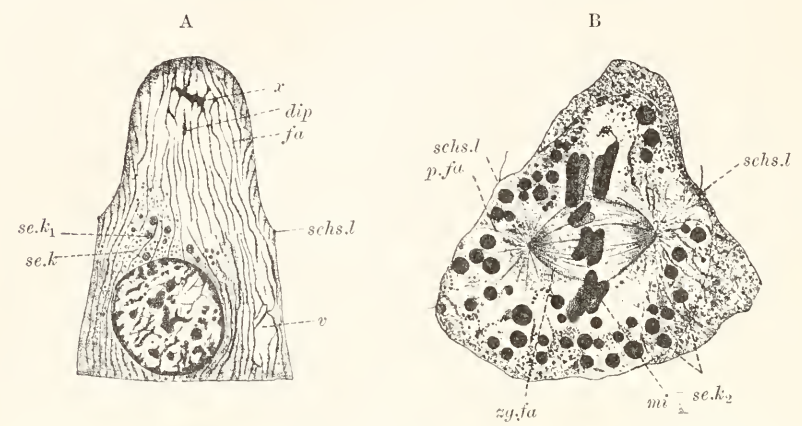


Fig. 626. *Salamandra maculosa,* Larve, Nierenzellen des Drüsenkanals, A mit wenig, B mit reifen Sekretkörnern (*se.k*$_2$), zugleich in Teilung begriffen, *se.k* junge, *se.k*$_1$ grössere Sekretkörner, *fa* Faden, *p.fa* Polfaden, *zg.fa* Zugfaden, *v* Vakuole, *dip* Diplochonder (die undeutliche Darstellung durch die Reproduktion bedingt), *x* Verklebungen der Fäden im Sekrethügel, *mi* Miten, *schs.l* Schlussleisten.

Stäbchen des Saumes fort, entbehren aber hier der Körnchen; der Stäbchensaum wird durch eine helle Kittsubstanz charakterisiert, die die Stäbchen zu Alveolenwandungen verbindet und sich mit Orange gelb, mit Säurefuchsin rötlich färbt. Besondere gröbere Körner fehlen an der inneren Grenze des Saumes. Nicht selten zeigt der Saum weitere Lücken, welche vom Kanallumen ins Sarc führen. Ein Diplochonder ist an der inneren Saumgrenze in mittlerer Lage leicht nachzuweisen. Er liegt einem Sarcfaden an, der sich von den übrigen dadurch unterscheidet, dass er sich nach aussen in eine Centralwimper fortsetzt.

Zwischen den Fäden machen sich verschiedene Einlagerungen bemerkbar, deren reichliche Anhäufung das Aussehen des Zellgerüsts wesentlich beeinflusst. Zunächst sind Ansammlungen hyaliner Substanz zu erwähnen, die vornehmlich im Exkrethügel, aber auch im basalen Bereiche auftreten. Im Umkreis dieser kanälchenartigen Lücken legen sich die Fäden dichter aneinander und bilden derart oft Fibrillen, die sich infolge der Häufung der Desmochondren intensiv färben, oder sie erscheinen nur in ihrem Verlaufe beeinflusst; manchmal kommen aber, z. B. im Exkrethügel, durch Verklebung der Fäden lamellenartige Bildungen zustande. Eine regelmässige, longitudinale Anordnung der Kanälchen scheint in den Drüsenzellen nicht vorzukommen.

An Osmiumpräparaten beobachtet man die Ablagerung von Fett. Dieses tritt entweder in grösseren Vakuolen oder auch beliebig zwischen den Fäden, vornehmlich basal und seitlich vom Kern, als Trübung der hyalinen Zwischensubstanz auf und besteht aus feinen Körnchen, die sich zu gröberen Körnern oder grossen Ballen dicht aneinanderfügen und einen gelbbräunlichen oder dunkleren, sehr charakteristischen, Ton annehmen.

Als dritte interlinare Substanz kommen die Exkretkörner vor.

Diese sind zunächst äusserst fein und verteilen sich beliebig zwischen den Fäden. Ihre Anwesenheit bedingt einen grünlichen Ton der Zelle bei Toluoidinfärbung, die für die Unterscheidung der verschiedenen Substanzen von grosser Bedeutung ist. Aus der zarten Granulierung, welche die Fäden zum Teil verdeckt, entwickeln sich Körner sehr verschiedener, manchmal beträchtlicher, Grösse, die sich mit Toluoidin intensiv blau färben, mit Eisenhämatoxylin tief schwärzen. An älteren Sekretkörnern macht sich oft ein granulärer Zerfall bemerkbar, der als Vorstufe der völligen Auflösung aufzufassen ist. Ausgestossen werden die Exkretstoffe, wie es scheint, nur in flüssigem Zustande.

Streifenzellen. Diese Zellen sind immer flacher als die Drüsenzellen, derart dass der rundliche Kern die Zelloberfläche buckelförmig vorwölbt. Das Sarc ist sehr deutlich längsgestreift. Das erscheint bedingt durch bündelweise Zusammendrängung der Zellfäden, die im übrigen dieselbe Beschaffenheit wie in den Stäbchenzellen zeigen; wiederum Ursache für diese Anordnung ist das reichliche Auftreten hyaliner Substanz, die in Form von longitudinalen Spalten oder Kanälchen das Sarc durchsetzt und dessen Gefüge lockert. Oft erscheint eine Zelle wie in helle und dunkle Streifen zerklüftet. Die Streifung tritt aber auch dann sehr scharf hervor, wenn von hyaliner Substanz fast nichts zu sehen, die Zelle vielmehr von dichtem Gefüge ist. Es liegt dann den Fäden und Fadenbündeln eine dichte oder sehr fein granuläre Substanz, die sich mit Toluoidin grünlich färbt und mit Eisenhämatoxylin schwärzt, innig an, so dass die Zelle aus leicht färbbaren Säulchen gebildet wird, die je nach der Menge der hyalinen Substanz mehr oder weniger weit von einander getrennt sind. In den grünlich getönten (Toluoidinfärbung) Zellen treten oft Gerüstteile in rein blauer Färbung sehr deutlich hervor, an denen also nur Desmochondren anhaften. Distal ist die Säulchenstruktur weniger scharf ausgeprägt als basal, was darauf beruht, dass sich die fein granuläre Exkretsubstanz von den Fäden ablöst und zu deutlich unterscheidbaren Körnern heranwächst, die aber niemals die Dimensionen wie in den Stäbchenzellen erreichen. Ein Stäbchensaum ist nicht immer an den Streifenzellen zu unterscheiden; wenn er vorhanden ist, zeigt er nur geringe Höhe. — Fett kommt in den gestreiften Zellen nur in geringen Mengen und meist in Form kleinerer Körner vor. Ein Diplochonder ist an günstigen Stellen mit Sicherheit nachweisbar und steht in Beziehung zu einer langen Centralwimper (Meves).

Zellen des Wolff'schen Ganges. Diese zeigen grosse Verwandtschaft zu den gestreiften Zellen, sind aber vor allem charakrakterisiert durch Reichtum an Fettkörnern. Die gelblich-bräunlichen oder dunkleren Körner und Ballen durchsetzen die ganze Zelle. Wo sie fehlen oder spärlich vorkommen, sind longitudinale Fäden und Sarcsäulchen von der geschilderten Beschaffenheit zu erkennen. In der Form der Zellen schliesst sich das Gangepithel gleichfalls an das des Streifenkanals an, ist also ziemlich niedrig. Diplochondren sind dicht an der Zelloberfläche nachzuweisen; eine Centralwimper ist gleichfalls vorhanden.

Für alle Abschnitte der Nierenkanäle ist die Anwesenheit von schmalen Intercellularlücken und von Schlussleisten hervorzuheben. Die Lücken werden von kurzen Brücken durchsetzt, die sich als Produkte der Desmochondren peripher ge-

legener Fäden in den benachbarten Zellen darstellen (primäre Brücken). Die Schlussleisten sind oft deutlich körnig.

Schliesslich ist noch auf die Kerne einzugehen, die in allen Zellen gleiche Beschaffenheit zeigen und mit denen des Epiderms im wesentlichen übereinstimmen. Ihre Struktur konnte um so genauer ermittelt werden, als sich die Beziehungen der aktiven Kerne zu den sich teilenden, also die Umbildungsvorgänge am Mitom, mit grosser Sicherheit analysieren liessen. Die Befunde ergänzen sich mit den beim Salamanderhoden und Kaninchenovarium gemachten zu einer Gesamtübersicht über die Kernorganisation, die im Nachtrag noch präziser, als es im allgemeinen Teil des Buches (Cytologie, Cyte) geschehen konnte, gegeben wird.

Die Kerne sind Ellipsoide mit flächenhaft gestellter Längsachse und mit einseitiger meist ziemlich tiefer Einbuchtung, die quer zur Längsachse verläuft. Es können noch andere feinere Einschnitte vorkommen; der eine aber erscheint konstant, ist direkt auf Strukturen der neu entstehenden Tochterkerne nach den Mitosen zu beziehen und soll, in Rücksicht auf die weiter unten darzustellenden Befunde, als Polfurche bezeichnet werden. Sie läuft von der oberen Kernfläche über eine der Seitenflächen zur unteren Fläche. Wenn die Kerne sich zur Knäuelbildung anschicken, verschwindet sie und die ellipsoide Form ist dann am reinsten ausgeprägt; am deutlichsten tritt die Furche an den jüngeren Kernen hervor.

Im Innern erkennt man ein überaus dichtes Gerüstwerk, das zumeist aus zarten Fäden mit vereinzelt angelagerten Nucleinkörnern besteht, aber auch gröbere Nucleomansammlungen enthält, die vorwiegend central gelegen sind, zum Teil auch manchmal direkte Beziehungen zur Polfurche zeigen. Die Fäden strahlen auf diese Brocken radial in grösserer Zahl ein; dabei sind an günstigen dünnen Schnitten parallele Verläufe unverkennbar; man sieht entweder zwei Fäden dicht nebeneinander verlaufen oder erkennt einzelne Stränge, deren Rinde sich stark färbt und an Querschnitten von mehreren verklebten Fäden gebildet erscheint, während im Innern eine helle, nicht oder abweichend färbbare, Substanz vorliegt. Solche schlauchartige kurze Stränge sind bei der Salamanderlarve fast in allen Kernen zu finden; sie enthalten, wie es scheint, Paranucleom. Man kann sie direkt auf die Miten der Teilungsfiguren, deren Bruchstückreste sie darstellen, beziehen. Echte Nucleolen fehlen ganz. Die grösseren Nucleombrocken zeigen zwar vielfach rundliche Form und enthalten stets im Innern Paranucleom, das sich mit Säurefuchsin färbt, sind aber zumeist längliche Gebilde und immer von einem dicken, mehr oder weniger unregelmässig begrenzten, Nucleommantel eingehüllt, in welchen die erwähnten Fäden auslaufen. Ueber den Verlauf der Fäden ist ferner anzugeben, dass sie meist quer zur Längsachse des Kerns orientiert sind; diese Anordnung ist aber nur an jungen Kernen besonders deutlich, verschwindet dagegen bei Vorbereitung des Knäuelstadiums (siehe unten).

Für das Studium der Kern- und Zellteilung sind die Nierenzellen ein so ausgezeichnetes Objekt, dass hier näher darauf eingegangen wird (Fig. 627). Die Zelle kann während aller Funktionsphasen, welche keine Unterbrechung erfahren (gegen Meves), zur Teilung schreiten; demgemäss ist das Hyalom sehr verschieden beschaffen, es kommt aber bei den Teilungsvorgängen nicht in Betracht.

Ein eigentliches Teilungsstadium ist also nicht zu unterscheiden; man kann nur von einem Teilungsvorgang reden, der sich an den funktionierenden Zellen abspielt. Der Vorgang lässt sich in eine

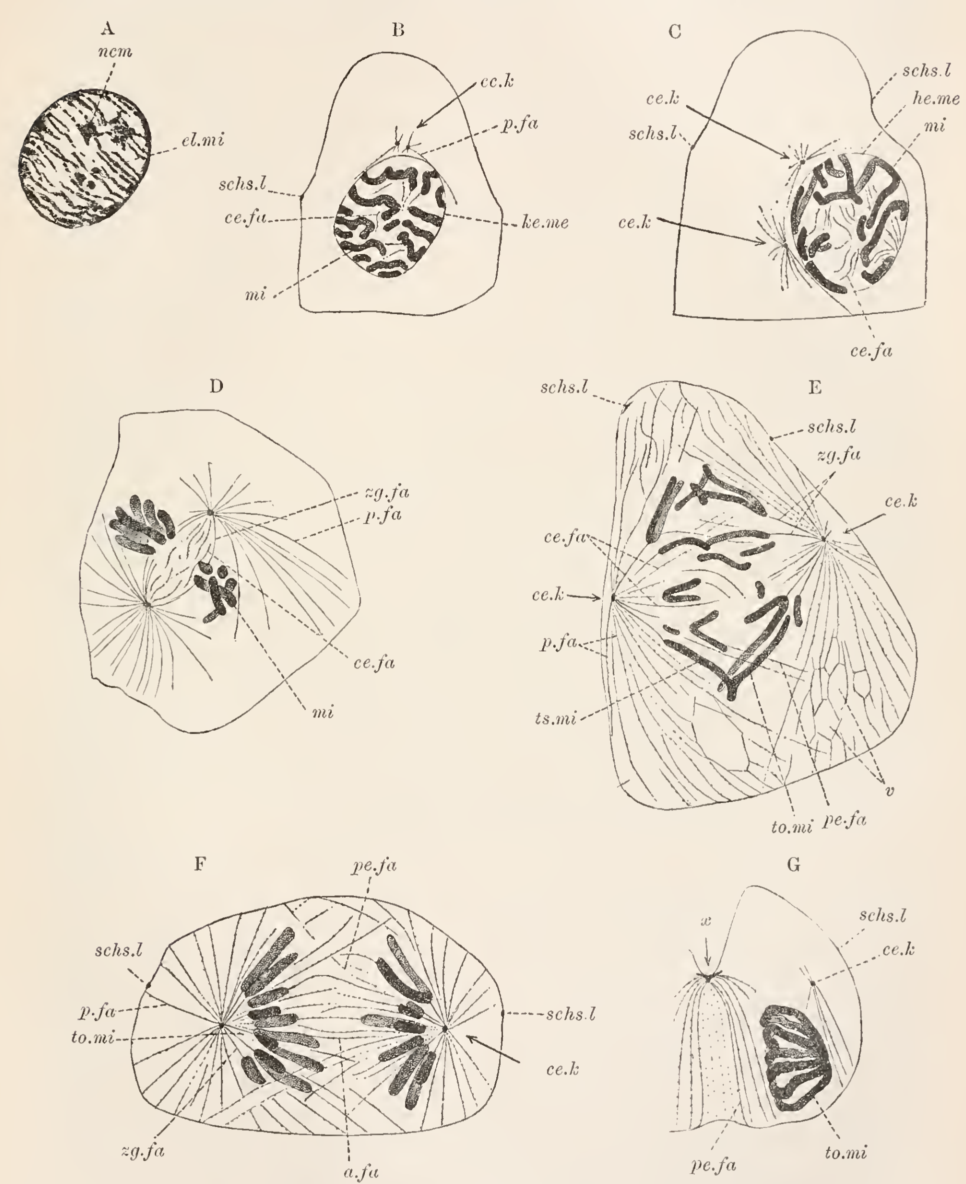


Fig. 627. *Salamandra maculosa*, Larve, Teilung von Nierenzellen des Drüsenkanals. A junger Kern nach Abschluss einer Teilung, *el.mi* Elementarmiten, *ncm* Nucleombrocken, B—D Prophase, E Metaphase, F Anaphase, G Telophase, B, C Knäuelstadium, D Mutterstern. *ce.k* Centralkörner, *p.fa* Polfaden, *zg.fa* Zugfaden, *ce.fa* Centralfaden, *pe.fa* peripherer Faden, *a.fa* axialer Faden, *v* Vakuole, *mi* Mite, *to.mi* Tochtermite, *schs.l* Schlussleiste, *x* Schnürplatte, zur Schlussleiste in Beziehung stehend.

Anzahl Phasen gliedern, deren Abgrenzung entsprechend der im allg. Teil pag. 115 gegebenen Schilderung geschieht.

Prophase. A) Spirem. Die erste Andeutung, dass ein Teilungsvorgang beginnt, zeigt der Kern. Das Nucleomitom bildet sich zum Knäuel (Spirem) um. Zugleich nimmt der Kern ein wenig an Grösse zu und gewinnt rein ellipsoide Gestalt. Der Knäuelfaden ist zunächst relativ dünn, rauh konturiert und verläuft stark gewunden, den ganzen Kernraum durchsetzend; eine bestimmte Orientierung der einzelnen Strecken tritt nicht deutlich hervor. Seine Entstehung ist im einzelnen, soweit sich ein bestimmtes Urteil gewinnen lässt, folgende. Im Mitom, wie es oben geschildert wurde, verschwinden die gröberen Nucleombrocken, indem sich die Nucleinkörner gleichmässiger über die zarten Fäden verstreuen. Gleichzeitig werden aber auch diese undeutlich und es tritt an ihre Stelle der Knäuelfaden (Spire), dessen Segmente, ihrem Volumen gemäss, durch Verschmelzung von vier Elementarfäden (Elementarmiten) entstanden erscheinen (siehe auch weiter unten bei Mutter- und Tochterstern). Direkt lässt sich die Verklebung nicht sicher ermitteln, unterliegt aber in Hinsicht auf die Erfüllung des Kerns, einerseits mit dem aktiven Mitom, andererseits mit dem Knäuelfaden. keinem Zweifel. Dasselbe gilt für die Zusammensetzung der scheinbar einheitlichen Spire aus selbständigen Segmenten, wofür die Befunde am Säugerovarium überzeugend sprechen.

Durch Kontraktion nimmt der Knäuelfaden an Dicke zu und ist nun weniger stark gewunden; auch liegen die Windungen lockerer und die Konturierung ist eine glatte. Jetzt lassen sich die einzelnen Nucleomiten, deren Zahl vierundzwanzig beträgt, unterscheiden. Sie haben die Form von Schleifen, die in der Mitte stark gekrümmt (Schleifenwinkel), in den übrigen Abschnitten (Schleifenschenkel) leicht gewunden verlaufen; die Schleifenwinkel sind ziemlich regelmässig um ein enges Feld, das einer Langfläche des Kerns, und zwar wohl immer der oberen, entspricht, angeordnet (Polfeld); die Enden sind unregelmässiger, aber vorwiegend an der entgegengesetzten Seite des Kerns, verteilt (siehe auch bei Salamanderhoden). Im Innern des Kerns bemerkt man feingekörnte nucleomfreie Fäden, an denen eine bestimmte Orientierung nicht festgestellt werden konnte.

Im Sarc ist unterdessen eine Verlagerung des Diplochonders vor sich gegangen. Er rückt bis in die Kernnähe herab und beide Hälften, die ein wenig vergrössert erscheinen, trennen sich, um am Kern in entgegengesetzter Richtung auseinander zu wandern. Oft trifft man sie zunächst einseitig neben dem Kern, nicht über demselben; die Annäherung dürfte gegen jene Fläche hin erfolgen, die früher durch die Polfurche charakterisiert war; hierfür sprechen wenigstens die Lageverhältnisse des kinetischen Centrums an den Urgenitalzellen des Hodens (siehe dort). Das Zellgerüst zeigt bereits bei Annäherung des Diplochonders an den Kern erste Andeutungen einer Strahlung, indem benachbarte Fäden sich im entsprechenden Bereiche den Chondren zukrümmen. Bei Trennung derselben übernimmt jeder einzelne Chonder die Strahlen der entsprechenden Zellhälfte.

Die Wanderung der Centralkörner kann nicht als eine selbständige aufgefasst werden, da die Körner keinerlei Formveränderungen zeigen. Wir müssen dafür Vorgänge am Zellgerüst verantwortlich machen, die aus Kontraktion und Wachstum bestehen. So dürfte die Verlagerung des Diplochonders von der Oberfläche der Zelle zum Kern auf Kontraktion des tragenden Fadens beruhen, während zugleich die Centralgeissel, die an sich teilenden Zellen nicht nach-

weisbar ist, eingezogen wird. Die Ausbildung der Strahlung erfolgt durch Krümmung der Fäden gegen das Centrum hin. Als Ursache dafür mag ein Reiz, der vom Centralkorn ausgeht, dienen. Zugleich umgiebt sich das Centralkorn mit einer leicht färbbaren Hülle, dem Centrosoma, das als eine Kittsubstanz, als Fixationsmittel für die zahlreichen Fäden am Centrum, zu deuten ist. Die Verlagerung der Centren an die Spindelpole (siehe unten) wird ihre Ursache in Verkürzung der entsprechend gelegenen Radien haben. Die Radien repräsentieren Fadenhälften, wie sie sich aus der winkligen Zukrümmung der Linen zum Centrum ergeben. Es ist möglich, dass sich während Verkürzung der einen Fadenhälfte die andere durch Wachstum verlängert.

Diese Folgerungen sind aus den thatsächlichen Beobachtungen mit grosser Sicherheit zu entnehmen und gerade darin liegt der Vorteil, welchen die Untersuchungen der Teilungsvorgänge an Epithelzellen bieten, dass sie über die Entstehung der Strahlungsfiguren besseren Aufschluss geben, als es an profund gelegenen Elementen möglich ist (siehe auch bei Hoden des ausgewachsenen Salamanders).

B) Mutterstern. Die zweite Hälfte der Prophase umschliesst die Ausbildung der Spindel und die Umlagerung der Miten zum Mutterstern. Wenn die Centrosomen in opponierte Lage an den Langflächen des Kerns (zukünftige Spindelpole) gelangt sind, erfolgt die Auflösung der Kernmembran. Die Centrosomen liegen der Membran unmittelbar an und, wie es scheint, befindet sich das eine an der erwähnten primären Polstelle des Kerns. Die Eröffnung des Kerns macht den Eindruck einer Sprengung unter bedeutender Formveränderung. Die stark angespannte, durch Ausbildung der Nucleomiten gedehnte, Kernmembran reisst zwischen beiden Polen in einer durch beide Kernenden verlaufenden Ringlinie durch; die Nucleomiten treten nach aussen hervor und sind in einem Gürtel um die Risslinie angeordnet, wobei die Schleifenwinkel sich centralwärts, die Schleifenenden peripheriewärts wenden. Diese anfangs unscharf ausgeprägte Anordnung tritt rasch deutlicher hervor und bedingt die Ausbildung des Muttersterns, welcher die Schleifen regelmässig in einer Ebene nebeneinander verteilt zeigt.

Die Spindel wird allein vom Kerngerüst gebildet und zwar stammen die Zugfäden, die sich an die Schleifenwinkel ansetzen, von der Kernmembran, die Centralfäden von den erwähnten gekörnten Fäden im Kerninnern. Nach dem Austritt der Miten ist der Membranumriss ein völlig veränderter. Die ursprünglich breiten Flächen, denen die Centrosomen anliegen, laufen spitz aus (Spindelpole), und die ursprünglichen Endflächen, in deren Mittellinie die Durchreissung erfolgte, sind jetzt abgeflacht (Seitenflächen der Spindel). Die Ableitung der Zugfasern von der Membran ergiebt sich mit Sicherheit aus folgenden Momenten. Die Zugfasern unterscheiden sich von Anfang an sowohl von den Sarcfäden als auch von den im Kerninnern gelegenen Fäden durch dunkle Färbung und glatte Kontur; sie sind ferner gegen die Pole hin durch einen dunklen Ton verbunden, der sich gegen den Aequator hin verliert, und treten so oft scharf in der Zelle hervor. Sie enden im Aequator, in Berührung mit den Mitenwinkeln, wie abgeschnitten, setzen sich nicht jenseits derselben fort, was bei Ableitung von Sarc- und Kerngerüst unverständlich bliebe. Gelegentlich beobachtet man direkt einen klaffenden Spalt im Aequator, aus dem die Miten noch nicht völlig herausgetreten sind. Der Verlauf

der Zugfäden ist von Anfang an ein gestreckter, während die Centralfäden gewunden verlaufen. Manchmal sieht man einen Zugfaden nicht genau am Pol sich inserieren, sondern neben diesem vorbeilaufen und in einen Faden der anderen Seite übergehen. Wenn auch Grund zur Annahme vorhanden ist, dass in der geschlossenen Membran die Fäden von einer Polstelle zur anderen verlaufen, so können doch geringe Unregelmässigkeiten, die an der Spindel bald ausgeglichen werden, nicht überraschen. Der Lage nach entsprechen die Zugfäden genau der Membran; sie sind daher als verkürzte Membranfäden zu deuten.

Aus den inneren Kernfäden gehen die inneren, mit Desmochondren besetzten, Spindelfäden (Centralfäden) hervor. Sie verlaufen gewunden in der Richtung von einem Pole zum anderen; doch bleibt es sehr fraglich, ob jeder Faden beide Pole erreicht. Nach seinen Schicksalen ist das durchaus nicht anzunehmen oder es müsste sekundär ein Zerfall in zwei Hälften eintreten (siehe unten).

Sämtliche Sarcfäden sind an den Polen fixiert, ohne dass es jedoch zur Ausbildung einer Sphäre kommt. Die Radien verlaufen gestreckt oder einfach bogenförmig; sie beteiligen sich in ihren Endabschnitten nach wie vor an der Bildung von Vakuolenmaschen, was für die ganze Dauer der Mitose Geltung hat, sind daher in einiger Entfernung von den Polen oft nicht mehr sicher zu verfolgen.

Metaphase (Hauptphase oder Metakinese). Zwei Momente sind zu unterscheiden: die Längsspaltung der Miten und die Trennung der Tochterschleifen. Die Längsspaltung der Schleifen wird bald am Mutterstern bemerkbar. Es handelt sich dabei nicht um die Spaltung vorher einheitlicher Elemente; vielmehr wird nur eine Struktur der Schleifen, die sich aus deren Entstehung ergiebt, deutlich (siehe oben und bei Salamanderhoden). Je ein Paar der in den Nucleomiten vorhandenen Elementarmiten sondert sich vom anderen Paare und zwar zunächst in den Schleifenwinkeln, zuletzt an den Schleifenenden. Quergetroffene Miten bilden zunächst abgerundet geeckte Quadrate, später Parallelogramme, bis die Trennung der Hälften erfolgt. Jede Hälfte ist bandförmig und zeigt manchmal Andeutungen einer Zusammensetzung aus zwei Elementarmiten. Die Spindel wird nun viel umfangreicher. Die Pole liegen der Zellwand näher und vor allem ist die centrale Fadenmasse stark aufgelockert. Die Zugfäden erscheinen unverändert oder nur unwesentlich kürzer. Auf diesem Stadium lässt sich am besten feststellen, dass die Zugfäden an den Schleifenmitten enden und sich nicht über diese hinaus fortsetzen. Die Trennung der Tochtermiten von einander erscheint vor allem bedingt durch das Wachstum der Centralfäden. Hierdurch wird die Spindelfigur aufgelockert und der Längendurchmesser derselben vergrössert. Wie es ganz allgemein der Fall zu sein scheint, wachsen die Centralfäden an freien Enden in die Länge. Mit Sicherheit lässt es sich bei einer Anzahl Fäden nachweisen, die nach aussen hervor, zwischen den Miten und Zugfäden hindurch, in die entgegengesetzte Sarchälfte hinein wachsen. Dass es sich nicht um Polradien handelt, geht aus ihren Lagebeziehungen deutlich hervor. Zweifelhaft bleibt die Art des Wachstums jener Fäden, die von einem Pole dem anderen zustreben. Auch hier dürfte es sich wohl nicht um beiderseits fixierte, sondern um in axialer Richtung auswachsende frei endende Fäden handeln.

Anaphase. A. Tochtersterne (Dyaster). Nach völliger Trennung der Tochterschleifen vollzieht sich die eigentliche Annäherung derselben an die Pole durch Kontraktion der Zugfäden. Die Verkürzung der Fäden erfolgt bis etwa auf die Hälfte der ursprünglichen Länge; die Schleifen erreichen also den Pol nicht, wenngleich sie fast in das gleiche Niveau desselben gelangen und sich in seiner Umgebung als dichter Tochterstern mit schräg seitwärts gewendeten Schleifenenden anordnen. Letztere Erscheinungen erklären sich durch fortschreitendes Wachstum der Centralfäden, unter denen jetzt eine Anzahl die Zellperipherie erreicht. Die Zelle hat entsprechend der Spindelachse an Ausdehnung gewonnen; die Pole sind meist, wenn auch nicht immer, der Peripherie stark genähert. Eine Kontraktion der Polradien ist nicht zu konstatieren; die Radien funktionieren jedenfalls nur als Fixationsapparat der Spindelfigur. Die Tochtermiten erscheinen kürzer und kräftiger als bei der Metakinese. In Folge der dichten Benachbarung liegen die Schleifenschenkel nicht nebeneinander, sondern der eine gegen aussen, der andere gegen die Spindelachse hin gewendet.

B. Dispirem und Zelldurchschnürung. Die Tochterschleifen verlieren nach Ausbildung des Dyasters allmählich ihre glatte Begrenzung und drängen sich dicht zusammen, zunächst noch in regelmässiger Anordnung. Die Schleifenenden krümmen sich axialwärts und auch die Winkel nähern sich einander, so dass eine charakteristische, tortenartige Figur entsteht. Nach dem Auftreten der Kernmembran nimmt der neue Kern (Tochterkern) etwas rundlichere Form an; doch erhält sich einseitig ein Einschnitt, der von einem Pol zum andern verläuft und zur typischen Polfurche des aktiven Kernes wird.

Bereits auf dem Dyasterstadium beginnt die Durchschnürung der Zelle. Sie ist bedingt durch das Verhalten der Centralfäden, unter denen die zur Peripherie ziehenden (periphere Fäden) von den axial verlaufenden (axiale Fäden) unterschieden werden müssen. Erstere beginnen sich in der mittleren Spindelregion bogig zu krümmen, werden dadurch bis dicht an die axialen Fäden, im mittleren Bereich derselben, angedrängt und divergieren von hier aus unter stumpfem, zuletzt zum Teil rechtem, Winkel zur Peripherie, an der sie im wesentlichen auch im mittleren Zellbereiche (mediale Region) inserieren. Sie nehmen an Länge immer mehr zu, während zugleich die Spindel zu einem dichten Fadenstrange (sog. Verbindungsfäden) eingeschnürt wird. Besonders tief ist die Einschnürung auf der basalen Zellseite. Indem hier die peripheren Fäden der Länge nach sich parallel einstellen, entstehen die beiden Grenzflächen der Tochterzellen, die schliesslich bis zur distalen Fläche derart durchgreifen, dass nur eine dünne, distal gelegene Verbindung der Zellen erhalten bleibt. In diesem mittleren dünnen Bereiche treten an den Spindelfäden intensiv schwärzbare Körner auf, die insgesamt die Schnürplatte bilden.

Unterdessen sind die Zugfäden und die ganze Polfigur undeutlich geworden. Die Ausbildung der Kernmembran aus den Zugfäden ist sehr wahrscheinlich, wenn auch nicht völlig sicher festzustellen. Das Undeutlichwerden der Fäden dürfte auf Streckung derselben, nach Aufgabe des Zusammenhangs mit den Tochtermiten, und auf Herstellung einer membranösen Verbindung zwischen den einzelnen Fäden beruhen. Eine andere Quelle für die Ausbildung der Kernmembran liess sich nicht auffinden; auch spricht die Entstehung der Spindelfigur für die hier vertretene Ableitung.

Telophase (Abschluss des Teilungsvorganges). Das Dispirem entwickelt sich zum funktionierenden Nucleomitom durch teilweise Auflösung der Tochtermiten in Elementarmiten, die auffallend regelmässig transversal zur Längsachse des Kerns (Fig. 627 A) verlaufen. Die Auflösung ist nur eine teilweise; noch lange erkennt man Reste der Tochtermiten, die zum Teil wohl dauernd, oder wenigstens bis zur Knäuelbildung, erhalten bleiben, sich wohl auch am aktiven Kern zu typischen Miten, die je von vier Elementarmiten gebildet werden, regenerieren dürften. Wie im einzelnen die Regeneration des Mitoms erfolgt, war nicht sicher zu ermitteln. Es scheint (siehe auch bei Hoden), als wachsen Fortsetzungen der Tochterschleifen oder von deren Schenkeln am primären Pol gegen das Kerninnere vor; jedenfalls kommt es zu einer starken Vermehrung der Mitoms, die sich nicht allein aus Verlängerung der Miten am sekundären Pole erklärt. Das Aussehen des Mitoms ist auf diesem Regenerationsstadium ein eigentümlich starres; man erkennt Miten verschiedener Stärke, die auch zu anastomosieren scheinen, was sich wohl durch Umgruppierung der Elementarschleifen erklärt. Indem weiterhin die Verteilung der Nucleinkörner an den Miten eine unregelmässige wird, entstehen die beschriebenen gröberen Nucleombrocken, in denen Paranucleom auftritt.

Die Tochterzellen trennen sich nicht völlig von einander. Es ist zwischen dem Schicksal der axialen und der peripheren Fäden zu unterscheiden. Die ersteren sind nicht mehr nachweisbar; sie haben sich innerhalb der Schnürplatte, die entsprechend schmäler wurde, halbiert und dürften zum Teil in die entstehenden Tochterkerne einbezogen, zum Teil zu Grunde gegangen sein. Die in den Kernen bei neuen Teilungen auftretenden Centralfäden sind ohne Zweifel direkt von ihnen abzuleiten. Die peripheren Fäden beider Tochterzellen, die noch in der Schnürplatte fixiert sind, bleiben, soweit sie peripher an den Berührungsflächen der Zellen gelegen sind, distal untereinander in Kontakt; aber sie konvergieren bald nicht mehr auf einen Punkt hin, sondern verteilen sich über die Breite der Grenzflächen. Damit geht Hand in Hand die Auflösung der Schnürplatte in eine Schlussleiste, welche an der Grenzfläche beider Zellen distal entsteht. Die Schlussleiste entsteht aus der Schnürplatte (Fig. 627 G).

Die übrigen peripheren Fäden geben, gleich den axialen, den Zusammenhang in der Spindelmitte auf und werden zu freien longitudinalen Sarcfäden der Tochterzellen, die jedenfalls ein Längenwachstum durchmachen, um den übernommenen Sarcfäden, die als Polradien funktionierten, gleich zu werden. Die Polstrahlung wird in der Telophase völlig undeutlich, indem die Zellfäden sich strecken. Zugleich wandert das kinetische Centrum, das bereits wieder von einem typischen Diplochonder gebildet wird, in der Zelle empor bis zur Oberfläche derselben. Zunächst sind noch mehrere Fäden gegen dasselbe hin gekrümmt, später haftet es einem einzigen an. Die Wanderung ist zweifellos eine passive und wird durch Längenwachstum des tragenden Fadens, der zugleich die Centralwimper bildet, bewirkt.

Schlussbetrachtung. Von hervorragender Bedeutung für den Teilungsvorgang erscheint die Centralspindel. Wir können an jedem Centralfaden ein cismediales und ein transmediales Stück unterscheiden. Das cismediale kommt der Zellhälfte, von welcher der Faden auswächst, zu; das transmediale der anderen Hälfte. Unter den transmedialen sind zu unterscheiden: axiale Stücke, die zum Pol,

und periphere Stücke, die zur Peripherie der anderen Zellhälfte hinstreben. Die peripheren ergänzen die Zahl der Sarcfäden, die axialen die Zahl der freien Kernfäden in den Tochterzellen. Zu diesen Folgerungen werden wir durch die mitgeteilten Befunde gezwungen. Es ergiebt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass die Zahl der Sarcfäden eine bestimmte konstante ist, und dass die bei der Teilung unvermeidliche Verminderung der Fadenzahl auf die Hälfte durch das Auswachsen der Centralfäden, also durch Kernmaterial, ausgeglichen wird. Somit erscheint der Kern, in Bezug auf die Teilung, nicht nur als Regenerationsherd des Nucleoms oder, besser gesagt, der Elementarmiten, sondern auch des Zellgerüsts.

Gonade.

Die Gonaden (Fig. 628) bilden an der Larve zwei vorspringende Leisten rechts und links neben der breiten Ursprungsstelle des Mesenteriums am parietalen Blatt. Man unterscheidet an ihnen aussen das peritoneale Endothel, das als Keimepithel funktioniert, und im Innern, in retikuläres Bindegewebe eingebettet, Urgenital- und Follikelzellen, die vom Keimepithel stammen. Das Keimepithel unterscheidet sich vom übrigen peritonealen Endothel durch gedrungene, etwa kubische, Form der Zellen, die fast ganz aus dem Kern zu bestehen scheinen. Solche Zellen, die Keimzellen genannt werden, sinken in die Tiefe und differenzieren sich hier einerseits zu Urgenitalzellen, andererseits zu Follikelzellen. Die ersteren wachsen rasch zu der ansehnlichen Grösse heran, die sie im Hoden des ausgewachsenen Salamanders zeigen (siehe dies Kapitel). Ein ellipsoider grosser Kern mit reichlichem Nucleom und einem oder ein paar Nucleolen ist von dichtem Sarc umgeben, das Fettkörner enthalten kann. Ein Diplochonder ist nachweisbar. Die Follikelzellen erscheinen nur wenig vergrössert gegenüber den Keimzellen. Sie platten sich ab und bilden geschlossene Hüllen (Follikel) um die einzelnen, in geringer Zahl vorhandenen Urgenitalzellen. Weiteres über die Strukturen siehe bei Hoden des ausgebildeten Salamanders. An der Larve sind Ovarien und Hoden noch nicht zu unterscheiden.

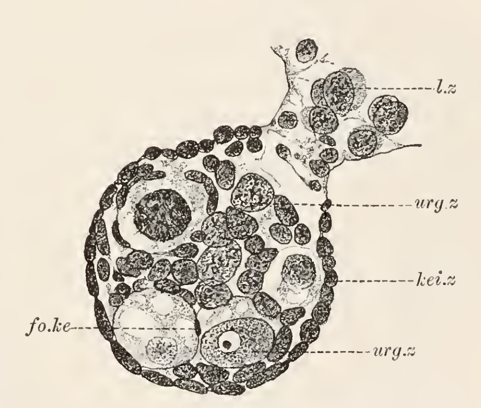


Fig. 628. *Salamandra maculosa*, Larve, junge Gonade. *kei.z* Keimepithel, *urg.z* Urgenitalzellen verschiedener Grösse, *fo.ke* Kern einer Follikelzelle, nur tangiert, *l.z* Lymphzellen.

Hoden des ausgebildeten Salamanders.

Der Hoden (Fig. 629) hat im wesentlichen die Form einer Spindel, die durch quere Einschnürungen in mehrere Lappen gegliedert wird. Ein Hoden vom Juli oder August, der die Reife- (heterotypischen)

teilungen besonders zahlreich zeigt, besteht aus einem grossen vorderen Lappen von grauer Farbe, der sich in einen vorderen Zipfel auszieht; ferner aus ein oder zwei hinteren Lappen von geringer Grösse und weisser Farbe, und aus einem hinteren Zipfel von grauer Farbe. Beide Zipfel enthalten Urgenitalzellen; der graue Lappen enthält die Spermogonien, die Mutter- und Tochtersamen; in den weissen Lappen liegen die sich entwickelnden und die ausgebildeten Spermien.

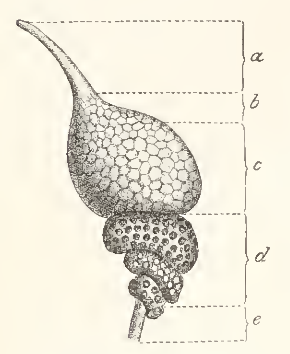


Fig. 629. *Salamandra maculosa*, Hoden, nach MEVES. *a* vorderer Zipfel mit Urgenitalzellen, *e* gleich beschaffener hinterer Zipfel, *b* und *c* grauer Lappen, *b* mit Spermogonien, *c* mit Spermometren und Spermopäden, *d* weisse Lappen mit Spermien verschiedener Reife.

Im blinden Ende des vorderen Zipfels trifft man verstreut gelegene primäre Urgenitalzellen an, die einzeln von einem Follikel umgeben sind (siehe bei Larve). Die Follikel liegen innerhalb dünner Bindegewebsscheiden, die aus verästelten Zellen und Fasernetzen, mit eingelagerten Gefässen und Nerven, bestehen. Genauer wird auf die Gonopleura nicht eingegangen. Gegen die Zipfelbasis hin sind die hier etwas kleineren Urgenitalzellen zu Nestern (Cysten, Fig. 630) gruppiert, die sich von einer primären Zelle ableiten. Jede sekundäre Urgenitalzelle zeigt einen Follikel; die Zellen ordnen sich einschichtig in Umgebung eines kleinen Hohlraums. An der Grenze zum vorderen Lappen beginnt die Spermogonienbildung. Aus jeder sekundären Urgenitalzelle eines Nestes entwickelt sich, durch fortgesetzte Teilung, eine Menge von Spermogonien, die sich von den Urgenitalzellen durch den Mangel eines Follikels unterscheiden. Der von letzteren übernommene Follikel umgiebt den ganzen Spermogonienhaufen (Spermogenne), der ausserdem von einer dünnen einwuchernden Bindegewebsscheide eingehüllt wird; die Follikelzellen liegen vorwiegend gegen das Nestinnere hin und begrenzen den an Umfang sich beträchtlich vergrössernden Hohl-

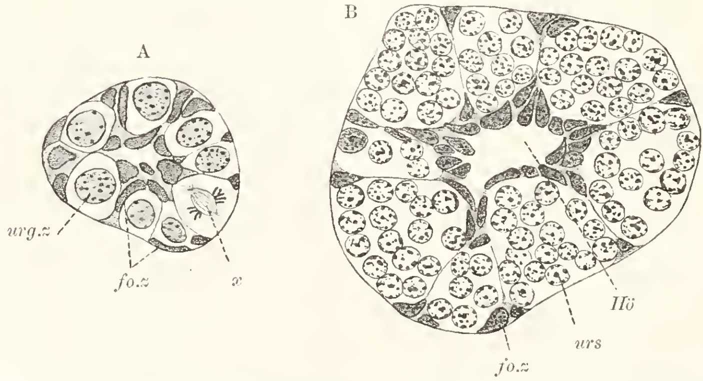


Fig. 630. *Salamandra maculosa*, Cysten des Hodens, nach MEVES. A mit sekundären Urgenitalzellen (*urg.z*, bei *x* in Teilung begriffen), B mit Ursamen (*urs*), Spermogennen bildend. *fo.z* Follikelzellen, *Hö* centrale Höhlung.

raum. Die Bindegewebsscheide der Nester hat sich verdickt; die Nester selbst haben bedeutenden Umfang gewonnen.

Gleich den Spermogonien sind auch die Mutter-, Tochter- und Enkelsamen, sowie die fertigen Spermien, angeordnet. Jedes der scharf begrenzten Zellnester stammt von einer primären, jede gleichfalls scharf begrenzte Spermogenne von einer sekundären Urgenitalzelle ab. Das Bindegewebe vermehrt sich gegen den hinteren Zipfel hin. In diesem trifft man, neben vereinzelten Nestern reifer Spermien, im besonders stark entwickelten Bindegewebe Nester von sekundären Urgenitalzellen, in denen das Follikelgewebe zu ansehnlicher selbständiger Entwicklung kommt, während die Urgenitalzellen selbst unverändert verharren.

Der ganze Hoden ist von einem platten Peritonealendothel überzogen, das an den Zipfeln lokal den Charakter eines Keimepithels zeigt. Eine Neubildung von Urgenitalzellen scheint jedoch nicht vorzukommen (?). — Es werden nacheinander die verschiedenen Zellgenerationen betrachtet.

Urgenitalzellen. Die Urgenitalzellen (Fig. 631) zeigen ent-entweder einen gelappten, polymorphen oder einen runden Kern. Im ersteren Falle liegt das kinetische Centrum, das als Diplochonder ausgebildet ist, frei im Sarc und die Fäden strahlen in radialer Anordnung auf dasselbe ein, so wie es bei den Lymphzellen der Fall ist (siehe dort); zugleich findet sich in der Umgebung des Kerns eine lokal verschieden reich angehäufte Körnelung, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzt. Die letztere fehlt bei Zellen mit runden Kernen; dafür liegt aber der Diplochonder innerhalb einer meist rund begrenzten Sphäre (Idiozom, Meves), die im Innern gröbere Körner und aussen eine aus flachen Körnerballen gebildete Rinde zeigt, durch welche sie sich scharf vom übrigen Sarc absetzt. Die körnigen Massen der Sphäre leiten sich, nach Meves, von der verstreuten Körnelung in den Zellen mit polymorphen Kernen ab. An den letztgenannten Kernen ist immer ein Einschnitt besonders stark ausgeprägt; ihm liegt der Diplochonder genähert oder innig an. Wir haben ihn als Polfurche (siehe bei Niere) zu bezeichnen und jenen Teil desselben, dem die Sphäre zugewendet ist, als Sphärenpol.

Die Teilungsvorgänge der Urgenitalzellen sind wegen der Grösse der Elemente gut zu studieren. Bei der Ausbildung des Knäuels (Spirems) konnte die Entstehung der Miten durch Aneinanderlagerung von Elementarmiten mit grosser Sicherheit beobachtet werden. Der funktionierende Kern zeigt fast genau denselben Bau wie in den Nierenzellen der Larve (siehe dort). Neben grösseren Nucleombrocken verschiedener Form kommen aber auch einige echte Nucleolen verschiedener Grösse vor, die vollkommen kuglig geformt und scharf begrenzt sind, sich auch abweichend vom Nucleom färben. Das Mitom erscheint von ihnen durch einen hellen Hof getrennt; doch betrifft die Trennung nur das Nucleom, während Fäden an ihn herantreten, an denen jenseits des Hofes Nucleinkörner sich verteilen (Elementarmiten; siehe näheres über die Beziehungen des Mitoms zu den Nucleolen bei Säugerovarium). Die Anordnung der Elementarmiten ist eine so überaus dichte, dass Gesetzmässigkeiten im Verlauf derselben nicht festzustellen sind. Die Brocken sind rundlich oder stab-, bez. schlauchförmig und von verschiedenem Durchmesser. Die schlauch-

förmigen Bildungen sind von parallel verlaufenden Elementarmiten abzuleiten; im Innern scheint Paranucleom vorzuliegen.

Bei Beginn der Prophase verschwinden die Brocken zum Teil; es ist aber wahrscheinlich, dass manche derselben direkt in den

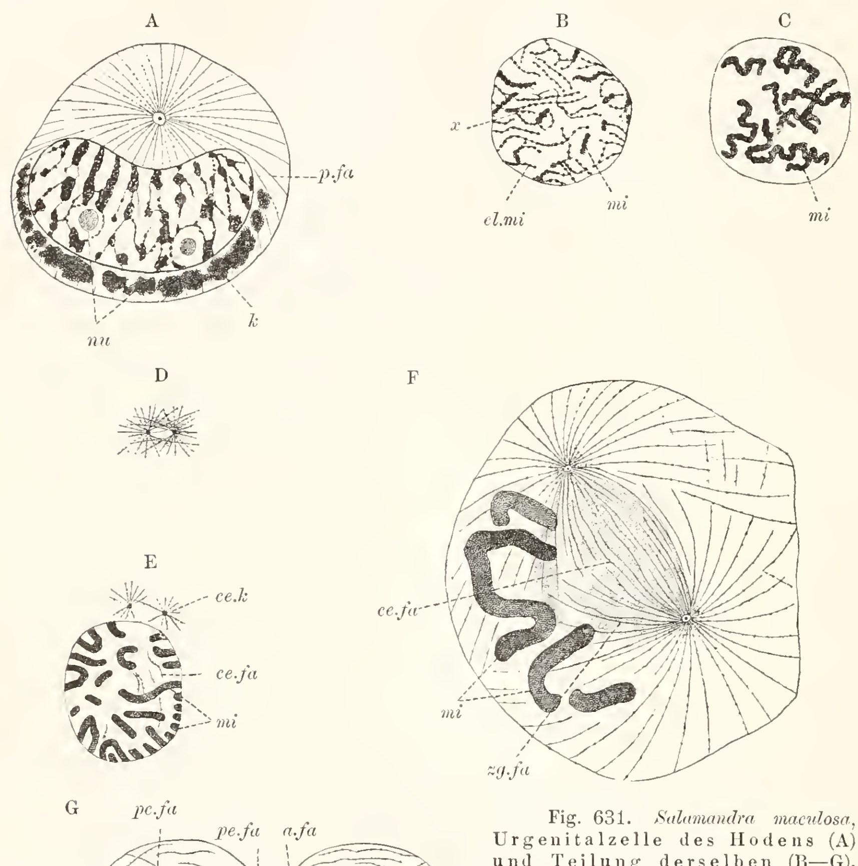


Fig. 631. *Salamandra maculosa*, Urgenitalzelle des Hodens (A) und Teilung derselben (B—G). A polymorphkernige Urgenitalzelle, *k* Körnelung, *nu* Nucleolen, *p.fa* Polfaden (die Umgrenzung des Centrosoms ist bei der Reproduktion zu scharf und unregelmässig ausgefallen). B—F Prophase. *el.mi* Elementarmiten, *mi* Mite, *x* Vereinigungsstelle von Elementarmiten. C seitlicher Anschnitt eines Kerns auf dem Knäuelstadium. D Trennung der Centrochondren und Halbierung der Polstrahlung. E Blick auf das primäre Polfeld, 5 Schleifenwinkel zu sehen. F Austritt der Miten aus dem Kern. *zg.fa* künftiger Zugfaden, *ce.fa* Centralfaden. G Anaphase, Durchschnürung der Zelle bei x_1. *to.mi* Tochtermiten, *pe.fa* periphere, *a.fa* axiale Fäden, *p.fa* Polfaden, *ce.k* Centralkorn.

Knäuelfaden einbezogen werden. Man sieht ferner stellenweis die feinen Elementarmiten zu gröberen Bildungen zusammenlaufen, aus denen sich der Knäuelfaden aufbaut. Wieviel Elementarmiten zu-

sammentreten, ist nicht festzustellen; es dürften wohl deren vier, wie bei *Ascaris*, sein. Gleichfalls nicht festzustellen ist, ob der Knäuelfaden von gesonderten Miten gebildet wird oder einheitlich ist; jedoch ist das erstere anzunehmen (siehe Säugerovarium). Die Spire verläuft zunächst stark gewunden, ist rauh begrenzt und von relativ geringer Dicke; allmählich verkürzt sie sich, wird scharf begrenzt, dicker, und verläuft gestreckter. Die Zahl der nach Abschluss der Knäuelverkürzung unterscheidbaren Miten beträgt 24. Bei der Auflösung der Kernmembran gelangen sie ins Sarc, liegen hier zunächst einseitig der Spindel an, um sich dann am Aequator ringsum zu verteilen (Aster). Die bereits am Knäuelfaden nachweisbare Längsspaltung, welche einer paarigen Anordnung der Elementarmiten entspricht, führt bei der Metakinese zur Bildung der Tochtermiten, welche mit dem Schleifenwinkel voran gegen die Pole hin verlagert werden (Dyaster). Hier entwickelt sich der Tochterknäuel in der gleichen Weise, wie in den Nierenzellen der Salamanderlarve; auf die dort gegebene eingehende Besprechung der Mitose sei hier verwiesen.

Während der Spirembildung hat sich der Diplochonder, der erst in verschiedener, manchmal ansehnlicher, Entfernung vom Kern, inmitten der grössten Sarcansammlung gelegen ist, der Kernmembran genähert, ohne sie jedoch zu berühren. Wenn eine Sphäre vorhanden ist, was vornehmlich für Sommerhoden gilt, liegt diese jetzt eng am Kern und wird allmählich bei Ausbildung der Spindelfigur undeutlich (Meves). Die beiden Diplochonderhälften rücken auseinander, wobei jedes selbständige Centralkorn die Hälfte der erst einheitlichen Strahlung mit sich nimmt. Zwischen beiden Körnern tritt ein heller schmaler Raum (Fig. D) auf, der von den entsprechend gelegenen Radien eingesäumt wird; eine primäre Verbindung beider Centrochondern, aus der die Centralspindel hervorgehen soll, wird leicht vorgetäuscht, ist aber nicht vorhanden (gegen Meves u. a.). Zunächst ist die Verbindungsachse beider kinetischer Centren sehr verschieden zum Kern gestellt, später, wenn der Abstand beider Chondren noch ein geringer ist, liegt sie tangential und dicht am Kern. Jetzt erfolgt bereits die Auflösung der Kernmembran, die mit dem Auftreten der Spindel verknüpft ist. Das einseitige Austreten der Miten aus dem Kern wurde bereits erwähnt; damit steht eine eigentümlich gebauchte Form der jungen Spindel in Zusammenhang und ferner dürfte sich daraus erklären, dass die Spindelfäden an der von den Miten abgewendeten Seite ununterbrochen von einem Pol zum anderen verlaufen. Die Eröffnung des Kerns ist also zunächst nur eine einseitige. Später besitzen jedoch die Spindelfäden allseitig freie Enden, wie für die Zugfäden und peripheren Centralfäden sicher festzustellen, für die übrigen Centralfäden wahrscheinlich ist.

Die Ableitung der Zugfäden aus der Kernmembran ist an den Hodenzellen nicht mit solcher Bestimmtheit, wie an den Nierenzellen der Salamanderlarve, nachweisbar, wenngleich in hohem Maasse wahrscheinlich. Der Kontrast der Zugfäden zu den Central- und Sarcfäden ist nur ein geringer; immerhin erscheinen erstere glatter begrenzt als die übrigen, die deutlich gekörnt sind und auch durch Brücken miteinander zusammenhängen (Meves). Allmählich streckt sich die Spindelfigur, während zugleich die Miten sich im Aster cirkulär um den Aequator verteilen, und die Pole entfernen sich zugleich beträchtlich von einander. Die enge Benachbarung der beiden Spindel-

pole bei Auflösung der Kernmembran ist für die Samenzellen charakteristisch, während sie dagegen an den somatischen Zellen nicht beobachtet wird. Sie ist aber durch die Befunde an den Nierenzellen leicht verständlich. An diesen war die Entstehung der Polfurche an den jungen Tochterzellen gut festzustellen; die Polfurche verbindet den primären und sekundären Pol, deren Entfernung am Dispirem eine geringe ist. Wir haben nun anzunehmen, dass an den Samenzellen die Distanz beider Pole, die in der Polfurche zu suchen sind und zwischen welche der Sphärenpol des Kerns zu liegen kommt, sich beim Wachstum des Kerns nicht vergrössert, was jedoch an den Nierenzellen der Fall ist. Daraus würde sich ohne weiteres erklären, warum die Eröffnung des Kerns schon eintritt, wenn beide Centrochondren noch nahe bei einander liegen. Erst sekundär wachsen dann bei der weiteren Ausbildung der Spindel die an der Sphärenseite gelegenen Spindelfäden in die Länge, so dass die bekannte regelmässige Figur erzielt wird.

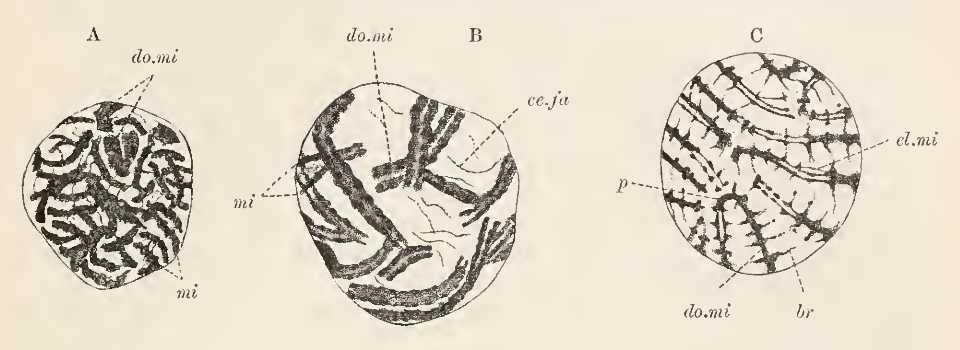
Das übrige Verhalten der Spindelfigur während der ganzen Mitose stimmt mit dem von den Nierenzellen beschriebenen im wesentlichen überein, so dass auf jene Schilderung und auf die Figur 631 G verwiesen werden kann. Von den kinetischen Centren ist die Ausbildung eines Centrosoms, in dessen Innern der Centrochonder nachgewiesen werden kann, hervorzuheben. In der Telophase nimmt der neu entstandene Tochterkern Ringform an und der aus dem Centrochonder hervorgegangene Diplochonder erscheint, mitsamt der Sphäre, wenn eine solche überhaupt nachweisbar ist, auf der polaren Seite in den Ring eingesenkt. Der Ring öffnet sich dann einseitig, wodurch die Polfurche entsteht. Die Tochterzellen trennen sich völlig von einander (siehe dagegen bei Spermogonien).

Die verschiedenen Ortsveränderungen des kinetischen Centrums, also die Annäherung des Diplochonders an den Kern, die Verlagerung der einzelnen Centralkörner an die Pole und schliesslich die Verschiebung der neuen Diplochonder von den Seitenflächen der Zelle gegen die obere Zellfläche hin, wie sie bei den Spermogonien (siehe unten) und übrigen Generationen der Samenzellen beobachtet wird, ist, mit Meves, auf entsprechende Kontraktion und entsprechendes Auswachsen (Stemmwirkung) von Radien zurückzuführen. Eine Eigenbewegung der kinetischen Centren braucht nicht angenommen zu werden. Genauer kann auf die interessanten Vorgänge nicht eingegangen werden (siehe auch bei Niere der Salamanderlarve Näheres).

Spermogonien. Die Spermogonien gleichen den Urgenitalzellen im wesentlichen durchaus. Folgende Unterschiede sind hervorzuheben. Die Zellen sind kleiner und zwar um so beträchtlicher in der Grösse abweichend, je mehr Teilungen bereits sich abgespielt haben. Das erklärt sich aus rascher Aufeinanderfolge der Teilungen, vor allem im Sommer, die eine Regeneration des Gerüsts (siehe Niere) nur unvollständig sich vollziehen lässt. Die Kerne haben die Form kugelähnlicher Ellipsoide; die Sphäre wird unscheinbarer und ist an den kleinsten Spermogonien nur in Winterhoden, nicht in Sommerhoden, nachweisbar. Die Verbindung der Tochterzellen löst sich nicht oder wenigstens nicht in allen Fällen. Die centralen Fäden erscheinen dauernd in den schmalen, scharf hervortretenden, Schnürplatten fixiert (Spindelstümpfe Meves, Zellkoppeln Zimmermann) und eine einzelne Zelle kann derart an zwei und mehr (?) Flächen in Zusammenhang

mit angrenzenden Zellen stehen. Diese Spindelstümpfe finden sich im gleichen Niveau am Zellkörper, man darf wohl sagen: oberhalb des Kerns, und entsprechend sind auch die Diplochondren in den Intervallen zwischen den Mitosen gelegen. Sie erfahren also Verlagerungen, auf die hier im einzelnen nicht eingegangen wird.

Muttersamen. Aus der letzten Spermogonienteilung gehen die Muttersamen hervor, deren Kerngerüst (Fig. 632), nach Auflösung der



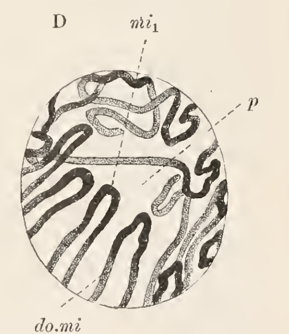


Fig. 632. *Salamandra maculosa,* Muttersamenkerne in Vorbereitung zur Reifeteilung. A Bildung der Miten (*mi*), B Bildung der Doppelmiten (*do.mi*) aus Miten, C Mitenregeneration am Polfeld (*p*), D (nach FLEMMING) fertige Doppelmiten (schematisch gehalten), Blick auf das primäre Polfeld (*p*). *el.mi* Elementarmiten (?), *br* Brücken, *ce.fa* Centralfäden.

Tochtermiten, eine besonders dichte und gleichförmige Beschaffenheit annimmt, die für die Vorbereitung zu den Reifeteilungen charakteristisch ist. Gröbere Nucleombrocken, die reichlich vorkommen, erscheinen in den Verlauf ziemlich starrer Elementarmiten, die gruppenweis angeordnet sind, eingeschaltet; ausserdem spannen sich feine Verbindungen zwischen den Brocken aus, die zum Teil auf Centralfäden zurückzuführen, zum Teil aber als Brücken zu deuten sind. Während der langen Wachstumsperiode, welche die Muttersamen durchmachen, tritt diese Anordnung der Elementarmiten immer deutlicher hervor. Sie legen sich gruppenweis aneinander und vereinigen sich zu ziemlich starren Balken, während zugleich die grösseren Brocken verschwinden oder direkt in die Balken einbezogen werden. So ergiebt sich das Bild eines eigenartigen Knäuels, dessen Glieder sich von den Gliedern typischer junger Knäuel durch gestreckten Verlauf und durch die stark unregelmässige Konturierung unterscheiden. Die Balken erscheinen mit spitzen Zacken besetzt, die sich in Brücken ausziehen, welche sich in oft regelmässiger Anordnung zwischen den Balken ausspannen. Die Entstehung letzterer, welche als Miten aufzufassen sind, aus Elementarmiten lässt sich mit grösserer Sicherheit als bei den meisten typischen Teilungen erweisen (siehe auch bei *Ascaris*); Hand in Hand mit der Mitenbildung geht auch die der Doppelmiten (siehe unten). Ueber die Zahl der in jeder Mite verklebten Elementarmiten siehe gleichfalls weiter unten.

Es ergeben sich noch folgende wichtige Befunde. An älteren

Kernen lassen sich die Seitenflächen von den Polflächen deutlich unterscheiden. Bei Betrachtung ersterer verlaufen die Miten vorwiegend regelmässig parallel zu einander und quer zur Kernachse; bei Betrachtung der letzteren weniger regelmässig. An der einen, primären, Polfläche sieht man jedoch scharfe Umbiegungen, die als Schleifenwinkel zu bezeichnen sind, aber den Eindruck machen, als wären sie durch sekundäre Verknüpfungen nebeneinander laufender Balken, unter Aufgabe der Kontinuität mit primären Fortsetzungen, welche die Polfläche übergreifen, entstanden. Der Befund lässt sich wohl nur im folgenden Sinne deuten. Bei der Auflösung des Dispirems scheint, wie sich auch aus Befunden an den Furchungszellen von *Ascaris* ergiebt, das primäre Polfeld Stelle lebhaften Wachstums der Elementarmiten zu sein. Das setzt aber einen Zerfall beider Schleifenschenkel, die sich von den Tochtermiten ableiten, am Schleifenwinkel voraus; das Auswachsen würde dann, wie es für die Centralfäden der Spindeln, mindestens für die peripheren derselben (siehe Niere der Salamanderlarve), erwiesen wurde, an freien Enden erfolgen und die neugebildeten Teile würden den Pol übergreifen oder auch direkt in die Tiefe wachsen. Durch diesen Zerfall und den Wachstumsvorgang ergänzt sich die Zahl der Elementarmiten, die bei der Teilung auf die Hälfte reduziert wurde, wieder zur typischen Zahl. Indem nun neuerdings die Schleifen am Polfeld zerfallen und mit benachbart gelegenen Elementen an den freien Enden sich vereinigen, würden sich unter entsprechenden Verklebungen typische Schleifen ergeben. Eine Auflösung der Miten in die Elementarbestandteile bei diesen Vorgängen würde mindestens zum Teil statthaben.

Der Schleifenwinkel erscheint bei dieser Anschauung als Regenerationspunkt der Miten. Diese bedeutsame Folgerung ergiebt sich bei Berücksichtigung von zahlreichen, an anderen Tierformen gemachten, Befunden, wobei natürlich von zwingender Beweiskraft nicht gesprochen werden kann. Immerhin müssen erneute Untersuchungen irgend eine Art der Mitenregeneration durch Querzerfall und Längenwachstum erweisen, da von einer Vermehrung durch Längsspaltung ursprünglich elementarer Gebilde nicht die Rede sein kann.

Mit der Herstellung der geschilderten, seitlich rauh begrenzten, Miten, sind die Umbildungsvorgänge im Kern der Muttersamen nicht abgeschlossen. Es entwickelt sich kein glatt konturierter, gewunden und peripher verlaufender, Knäuelfaden, wie in den Spermogonien; vielmehr gehen durch Aneinanderlagerung von je zwei Miten die heterotypischen oder Doppelmiten der Reifeteilungen hervor. Diese Verschmelzung, die immer als unvollständige erscheint, da die paarige Natur der Doppelmiten deutlich hervortritt, ist mit Sicherheit festzustellen (Fig. B und C); sie beginnt bereits während der Ausbildung der beschriebenen einfachen Miten. Hand in Hand geht eine starke Auflockerung des Kerninhaltes, die nicht etwa auf Kontraktion einfacher Miten zurückzuführen ist. Denn die Doppelmiten bewahren zunächst ihre zackige Begrenzung, die erst bei Ausbildung des Knäuels aufgegeben wird; ferner sieht man die beiden Längsglieder einer Doppelmite sich spiral umwinden, ähnlich wie es bei den entsprechenden Kernstadien im Säugerovarium beschrieben wird. Als Knäuel ist das Abschlussstadium der Kernveränderungen zu bezeichnen. Die Doppelmiten verlaufen jetzt peripher; bei seitlicher Betrachtung des Kerns sieht man die parallel geordneten

Schleifenschenkel, bei Betrachtung des Polfeldes die Schleifenwinkel, die regelmässig in einem Kranze angeordnet sind. Nur zwölf Schleifen sind vorhanden. — An diesem Bildungsgange ist bemerkenswert, dass ein typisches Synapsisstadium (siehe *Ascaris* und *Lepus*: Ovarium) nicht zur Ausbildung kommt. Man beobachtet wohl Kerne, in denen die entstehenden Doppelmiten gegen die Sarcsphäre hin knotenartig zusammengedrängt erscheinen; dieser Zustand kann aber nur ein rasch vorübergehender sein und es bleibt fraglich, ob er die Regel vorstellt.

Ueber die strukturelle Beschaffenheit der Doppelmiten lässt sich an leicht verquollenem, geschwärztem Material ermitteln, dass jedes Schleifenglied aus einigen verklebten Fäden besteht. Diese Fäden verlaufen gleichfalls in mehr oder weniger eng spiraler Anordnung; ihre Zahl lässt sich nicht sicher feststellen, doch darf man, auch in Rücksicht auf die Befunde an den Spermogonien, schliessen, dass jede Doppelmite ein Verklebungsprodukt von 8 Elementarmiten vorstellt (siehe die gleichen Befunde bei *Ascaris*, ferner die abweichenden vom Säugerovarium). Nach Auflösung der Kernmembran erscheinen die zunächst einseitig an der Spindel (siehe Urgenitalzellen) gelegenen heterotypischen Miten viel kürzer als im Knäuel und zeigen ihre Doppelnatur derart deutlich, dass sie am Schleifenwinkel und bis gegen die Enden hin weit klaffen und nur an den Enden selbst, unter oft deutlicher Verdickung und spiraler Umwindung, aneinander schliessen. Durch das Wachstum der Centralspindel werden die an den Zugfasern fixierten Schleifenwinkel weit auseinander gezogen, während die Enden noch aneinander haften; die Schleifenschenkel erscheinen, bei dichter Anlagerung an die Centralspindel, wie die Dauben einer Tonne angeordnet und die ganze Mitomfigur wurde deshalb von Flemming einer Tonne verglichen. Am Dyaster wird eine Längsspaltung der Tochterschleifen deutlich; sie entspricht Paaren von Elementarmiten, welche die Tochterschleifen bilden, und ist der bei den Urgenitalzellen nachweisbaren Längsspaltung der typischen Miten vergleichbar. Sie verwischt sich übrigens am Dispirem wieder, während zugleich die Tochterschleifen eine rauhe Umgrenzung annehmen. Ausführlicher kann hier auf die eigenartigen Figuren, welche die Miten an der Spindel bilden, nicht eingegangen werden.

Im Sarc der Muttersamen entwickelt sich im Umkreis des Diplochonders nach und nach eine deutliche Sphäre (Meves), die der in den Urgenitalzellen und Spermogonien vorhandenen im wesentlichen gleicht; doch kommen einzelne stäbchenartige, schwärzbare Einlagerungen in regelloser Anordnung vor, deren Abkunft und Bedeutung fraglich bleibt. Die Zusammenhänge der Zellen durch Centralspindelfasern (Spindelstümpfe) haben sich erhalten; die Stümpfe stehen mit den Sphären in Verbindung. Bei Annäherung des Diplochonders an die Kernmembran breitet sich die Sphäre in deren Umkreis aus; eine deutliche Strahlung tritt erst jetzt hervor. Die Entwicklung der Spindel und ihre weiteren Schicksale stimmen mit denen von den Urgenitalzellen beschriebenen überein.

Tochtersamen. Aus dem Dispirem entwickeln sich direkt die Miten der zweiten Reifeteilung, die im übrigen in typischer Weise, als Längsspaltung (Meves), verläuft.

Spermien (Schilderung nach Meves, Fig. 633). Während in der Telophase der Diplochonder jeder Tochterzelle bis dicht an die

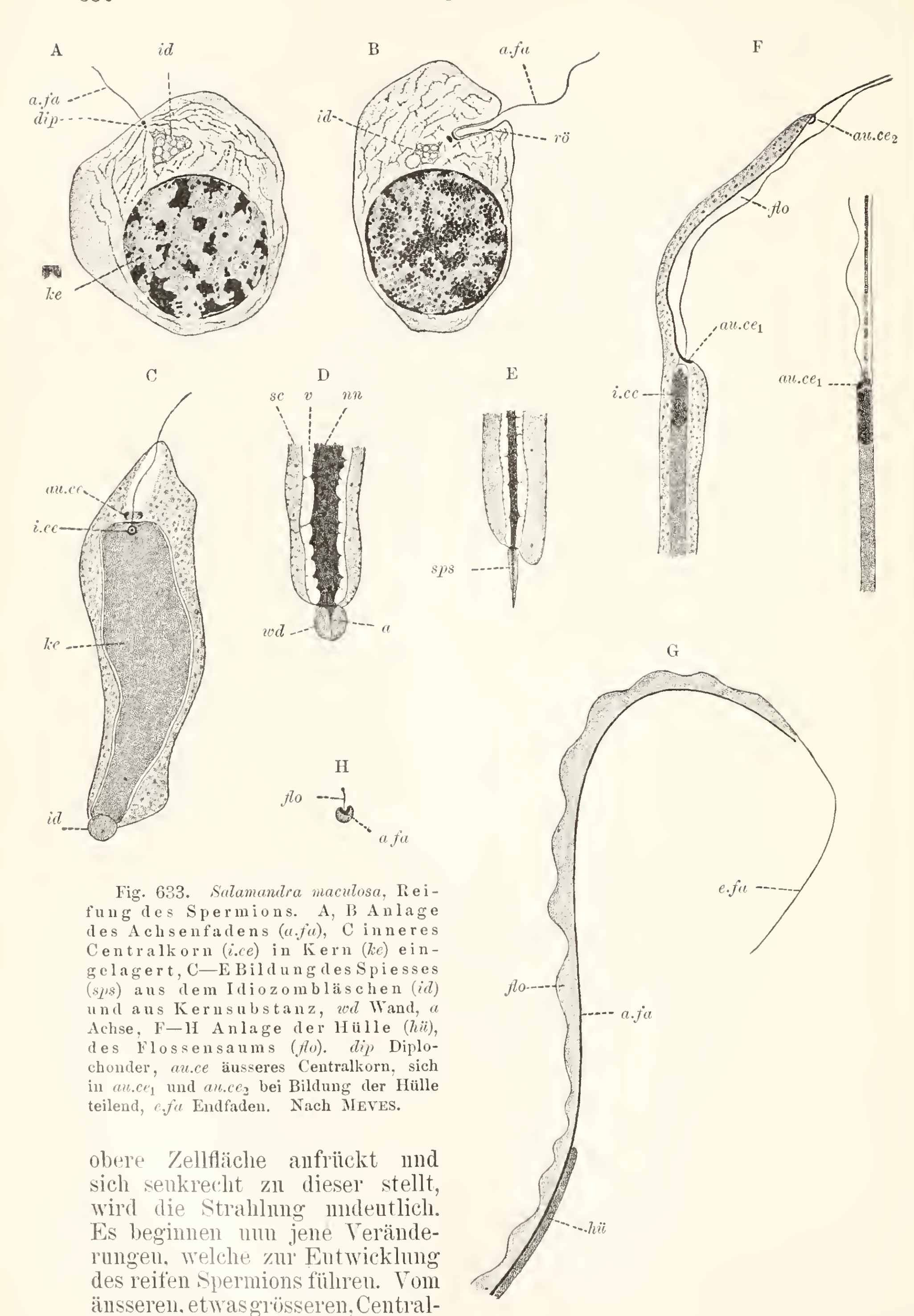


Fig. 633. *Salamandra maculosa*, Reifung des Spermions. A, B Anlage des Achsenfadens (*a.fa*), C inneres Centralkorn (*i.ce*) in Kern (*ke*) eingelagert, C—E Bildung des Spiesses (*sps*) aus dem Idiozombläschen (*id*) und aus Kernsubstanz, *wd* Wand, *a* Achse, F—H Anlage der Hülle (*hü*), des Flossensaums (*flo*). *dip* Diplochonder, *au.ce* äusseres Centralkorn, sich in $au.ce_1$ und $au.ce_2$ bei Bildung der Hülle teilend, *e.fa* Endfaden. Nach Meves.

obere Zellfläche aufrückt und sich senkrecht zu dieser stellt, wird die Strahlung undeutlich. Es beginnen nun jene Veränderungen, welche zur Entwicklung des reifen Spermions führen. Vom äusseren, etwas grösseren, Central-

korn des Diplochonders wächst eine Centralwimper aus, welche die Anlage des A c h s e n f a d e n s des Spermienschwanzes vorstellt und als Verlängerung eines Sarcfadens aufzufassen ist. Zwischen Diplochonder und Kern liegt eine unbestimmt umgrenzte Sphäre, in der Vakuolen auftreten. Der Kern zeigt dicht körnige Struktur; im Sarc sind Fäden deutlich zu erkennen, deren Wachstum lappige Fortsätze an der Zelle erzeugt. Besonders mächtige Fortsätze umgeben den jungen Achsenfaden in Gestalt einer Röhre, während zugleich der Diplochonder sich dem Kerne nähert.

Die beiden C e n t r a l k ö r n e r entwickeln sich in verschiedener Weise. Das äussere wird zu einem R i n g, durch welchen hindurch der Achsenfaden zum innern Korn, das zu einem S t ä b c h e n auswächst, herantritt. Die Sphärenvakuolen verfliessen zu einer einzigen grösseren Vakuole, welche aus der Nachbarschaft des Stäbchens und Ringes hinweg am Kern entlang wandert, schliesslich, immer in unmittelbarer Nachbarschaft des sich in die Länge streckenden Kernes, aus dem Sarc nach aussen vortritt und sich zum sog. S p i e s s der fertigen Spermie umbildet. Es wächst in sie hinein vom Kern aus eine Schicht stark färbbarer Substanz, die sich in die Länge streckt, die freie Wand der Vakuole erreicht und sich zur schlanken, am Ursprungsort leicht geschwellten, Achse des Spiesses umformt, während zugleich die Vakuolenwand sich entsprechend streckt und zuletzt zu der im Längsschnitt lancettförmigen Rinde wird, die vom Innenkörper nur durch Maceration zu sondern ist.

Der K e r n streckt sich zwischen Vakuole und Stab beträchtlich in die Länge. Sein Nucleomitom verdichtet sich fortschreitend zu einer homogenen Masse (S p e r m i e n k o p f), welche zunächst durch einen Saum heller Zwischensubstanz von der Kernmembran getrennt und nur durch nucleomfreie Fäden mit dieser verbunden ist. Später tritt der Kernsaft in das Sarc über und eine Membran ist nicht mehr zu unterscheiden; sie liegt wahrscheinlich der Oberfläche des Nucleomstabes innig an.

Das S a r c streckt sich gleich dem Kern in die Länge und die Fortsätze verschwinden nach und nach. Die Fortsätze sind vielleicht für die Einstellung der Spermien von Bedeutung. Die Spermien liegen in den Follikeln sämtlich einander parallel und wenden die Köpfe gegen eine besonders grosse Follikelzelle, die als F u s s z e l l e zu bezeichnen ist und die Ernährung der Spermien vermittelt. Im Sarc scheint eine Degeneration der Fäden einzutreten, so dass zwischen Kern und Zellwand vorwiegend eine helle Substanz zu liegen kommt.

Das aus dem inneren Centralkorne hervorgegangene Stäbchen wächst in den Kern ein und bildet in diesem zunächst eine Kugel, dann einen Cylinder, während ein kleines Scheibchen aussen am Kern verharrt. Der Cylinder wird zum vorderen Teile des M i t t e l s t ü c k e s der fertigen Spermie. Längs des Achsenfadens, der von beträchtlicher Länge ist und an Dicke zunimmt (auf welche Weise?), tritt ein zarter parallel verlaufender Faden auf, der mit dem Achsenfaden durch eine feine Membran, die an Höhe zunimmt, verbunden ist (d o r s a l e r F l o s s e n s a u m oder u n d u l i e r e n d e M e m b r a n des Spermienschwanzes). Der R a n d f a d e n nimmt später welligen Verlauf an, während der Achsenfaden sich rinnenartig aushöhlt, derart dass die undulierende Membran aus der Rinnenfurche hervorragt (Fig. H). Der Randfaden wächst am freien Ende der undulierenden Membran zum

Endfaden der fertigen Spermie aus. Unterdessen verschiebt sich das Sarc der langgestreckten Zelle an der sog. Ventralseite des Achsenfadens, ohne jedoch das Fadenende zu erreichen, und bildet die Hülle des Achsenfadens. Zugleich zieht sich der aus dem äusseren Centralkorn hervorgegangene Ring in die Länge und teilt sich in eine sog. dorsale Hälfte, welche die ursprüngliche Lage wahrt und sich in die kleine hintere Partie des Mittelstückes umwandelt, und in eine ventrale Hälfte, die sich am freien Ende der Achsenfadenhülle verschiebt und die Grenze des durch die Hülle charakterisierten Hauptstückes des Spermienschwanzes gegen das hüllenlose Endstück markiert. In der Umgebung des Kerns bleibt vom Sarc nur die dünne Zellwand, die sich jenem dicht anlegt; der Spermienkopf besteht also fast ausschliesslich aus Nucleomitom.

Das fertige Spermion besteht aus dem dünnen Spiess, der das Vorderende bezeichnet, aus dem langgestreckten Kopf, dem dünneren Mittelstück und dem langen Schwanz, der einen komplizierten Bau aufweist. Er wird gebildet vom Achsenfaden, von der ventral gelegenen Hülle und vom dorsalen Flossensaum (undulierende Membran), dessen Randfaden sich über den Achsenfaden hinaus in den freien Endfaden verlängert. Die Hülle ist auf das vordere Hauptstück des Schwanzes beschränkt; der übrige hintere Abschnitt wird als Endstück bezeichnet.

Genetisch leitet sich Spiess von der Zellsphäre und von ausgetretener Kernsubstanz, der Kopf vom Kern, das Mittelstück vom inneren und vom halben äusseren Centralkorn des Diplochonders, der Schwanz vom Sarc ab. Die andere Hälfte des äusseren Centralkornes kommt an das freie Ende der Hülle zu liegen.

XXVI. Vertebrata. C. Aves.

Feder (*Corvus monedula* L.).

An einer Feder (Fig. 634) sind dreierlei Bildungen zu unterscheiden: die eigentliche Feder, der Federkeim und der Follikel. Der Follikel stellt eine von Bindegewebe (Federbalg) umscheidete Einstülpung des Epiderms ins Corium vor. Von seinem Grund erhebt sich der Federkeim, an dem ein äusseres Epithel, das basal in das Follikelepithel übergeht, und eine innere gefäss- und nervenreiche Papille, die mit dem Corium zusammenhängt, zu unterscheiden sind. Zwischen Federkeim und Follikel schiebt sich die Federbasis, welche die Follikelhöhle ganz ausfüllt. Der im Follikel gelegene Federteil heisst Spule (Calamus). Er ist hohl und umschliesst basal den Federkeim, im übrigen weitaus grösseren Bereiche dünne Hornlamellen, die sog. Seele. Ausserhalb des Follikels setzt sich die Spule in den kompakten Schaft (Rhachis) fort, der mit der Spule zusammen den Kiel (Scapus) bildet. Der Schaft ist Träger der Fahne (Vexillum), die von biserial angeordneten Strahlen oder Fiedern gebildet wird; die Fiedern tragen wieder die ebenfalls biserial geordneten, in gleicher Ebene liegenden, Fiederchen. An den Fiederchen finden sich Haken (Hamuli) und sog. Wimpern (Ciliae), welche

den innigen Verband der Fiederchen untereinander vermitteln. Sämtliche Teile der eigentlichen Feder sind verhornt.

Es wird nicht genauer auf den strukturellen Bau der Feder eingegangen, nur die Entwicklung (Fig. 635) derselben, durch deren Kenntnis erst das Verständnis des eigenartigen Horngebildes vermittelt wird, kurz betrachtet. Zuerst entsteht embryonal ein Dunengefieder, das bald durch das definitive ersetzt wird. Beiderlei Federn werden von den gleichen Keimen geliefert.

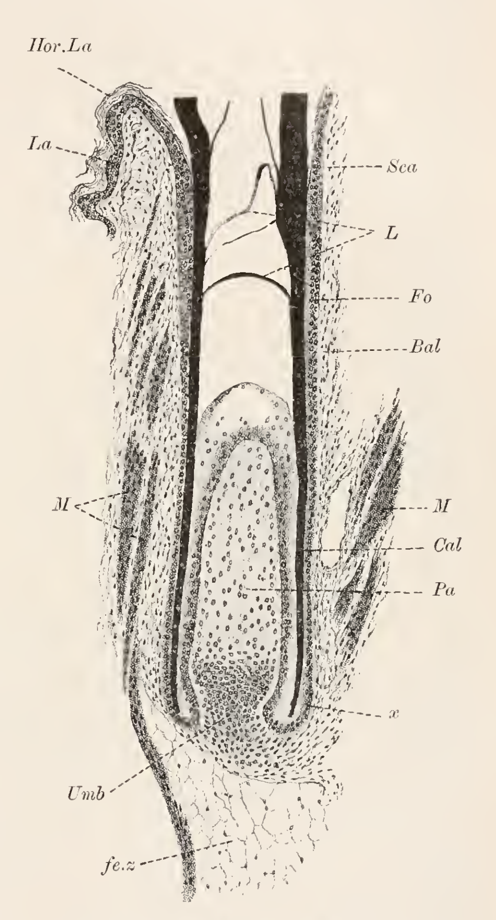


Fig. 634. *Corvus monedula*, junge Feder. *La* unverhornte Lage des Epiderms, *Hor.La* Hornlage, *Fo* Follikelepithel, *Bal* bindegewebiger Balg, *Pa* Papille, *x* Umschlag des Follikelepithels in das Epithel des Federkeims am Nabel (*Umb*), *Sca* Scapus (Schaft), *Cal* Calamus (Spule), *L* Hornlamellen (Seele), *M* Muskeln, *fe.z* Fettzellen des subkutanen Gewebes.

Entwicklung (nach H. R. Davies). Die Federentwicklung wird embryonal durch Bildung einer Cutispapille eingeleitet, welche das erst zweischichtige Epiderm, an dem die von Cylinderzellen gebildete Basalschicht und eine distale, von platteren Zellen gebildete, sog. Epitrichialschicht zu unterscheiden sind, vor sich hertreibt. Es entsteht derart die über das Epiderm vorspringende cylindrische, abgerundet endende und nach rückwärts geneigte, Federanlage (Federkeim), die als eigenartige Schuppenbildung aufzufassen ist. Die Papille ist reich an Blutgefässen und wächst von der Basis aus; im Epithel der Anlage erfolgt die Zellvermehrung überall und sowohl in der Basal-. als auch in der Epitrichialschicht. Zwischen beiden Schichten tritt die Mittellage des Epithels auf, die sich in der Haupt-

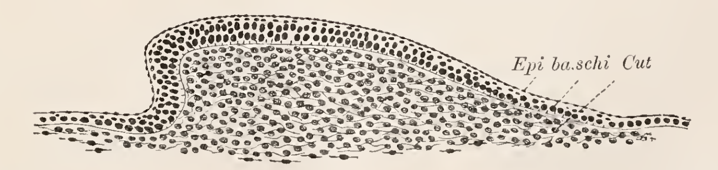


Fig. 635. Federanlage, nach Davies. *Epi* Epitrichium, *ba.schi* Basalschicht, *Cut* Cutis.

sache aus etwa zwei Schichten, welche unter der Epitrichialschicht den ganzen Keim umgreifen (Anlage der Federscheide), aufbaut, doch an bestimmten Stellen zu längsverlaufenden Zellstreifen verdickt ist, die zwischen die Scheidenanlage und die Basalschicht eingebettet sind und letztere gegen die Papille vordrängen (Anlage der Dunenstrahlen). Es folgt die Bildung des Follikels durch Einfaltung des Epiderms an der Basis der Federanlage. Die Einfaltung ist zunächst eine solide, insofern als beide Epithellagen, deren eine dem Follikel, deren andere dem Federkeim angehört, durch eine gemeinsame Epitrichialschicht verbunden sind, in der eine Trennung in zwei Hälften und zugleich die Bildung der Follikelhöhle erst spät eintritt. Die der Mittellage angehörige Scheidenanlage und auch die Strahlenanlagen setzen sich nach abwärts fort; die letzteren verfliessen aber zu einer gemeinsamen Lage, aus der die Dunenspule hervorgeht.

Indem die Basalschicht zwischen die Strahlenanlagen vor- und sie schliesslich ganz umwächst, werden dieselben von der Scheidenanlage völlig gesondert. Im Papillengewebe, das zunächst aus dicht gedrängten Zellen besteht, tritt Auflockerung durch Entwicklung hellen hyalinen Enchyms ein. Die Epitrichialschicht wird noch vor Abschluss des Wachstums der Federanlage, unter Degeneration der Zellen, abgestossen. An der Scheiden- und an den Strahlenanlagen, sowie an der Spulenanlage, beginnt die Verhornung. Jetzt sondert sich die Basalschicht völlig von Scheide und Strahlen und schrumpft von der Spitze des Federkeims gegen die Basis hin allmählich mehr und mehr zusammen. Unterbrechungen dieses Rückzuges, mit dem auch ein Einschrumpfen der Papille verbunden ist, dokumentieren sich durch Abscheidung von Hornkappen, die sämtlich durch einen axialen, längsverlaufenden, Hornstrang untereinander verbunden sind. Beim Ausschlüpfen des jungen Vogels werden die Federscheiden und die zwischen den Strahlen gelegenen Hornkappen abgestossen, während die in der Spule gelegenen als Federseele erhalten bleiben.

Die einfach gebaute Dunenfeder des ausschlüpfenden Vogels wird bald durch die definitive Feder ersetzt, die vom gleichen Federkeime entsteht. Der letztere wächst, unter Vergrösserung seines Durchmessers, tiefer in die Haut ein, wodurch auch der Follikel vergrössert wird. Unterhalb der Dunenspule entwickelt sich im Epithel in gleicher Weise die neue Feder durch Differenzierung der Mittellage. Indessen bestehen in der formalen Ausbildung wesentliche Unterschiede. Erstens ist die ganze Federanlage am Grund des Follikels auffallend verengt (Nabel, Umbilicus); zweitens verlaufen die Strahlenanlagen nicht sämtlich längs, sondern bilden zwei laterale Serien, die an der hinteren Seite dünn beginnen, basalwärts zur vorderen Seite verlaufen und hier zu der longitudinalen Schaftanlage verschmelzen. Drittens entwickeln sich an den Strahlen seitliche Flügel, die zu den Fiederchen werden. Bei der Verhornung verhalten sich die peripheren Zellen abweichend von den centralen, indem sie sich in die Länge strecken und ganz verhornen (Rindenzellen), während die letzteren nur eine Hornmembran mit flüssigem Inhalte bilden und rundliche Form bewahren (Markzellen); zwischen Rinden- und Markzellen besteht allmählicher Uebergang. Auf weitere Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.

Nun beginnt das Längenwachstum der definitiven Feder nach

aussen; diese schiebt die Dunenfeder auf der Spitze vor sich her. Die Papille erreicht nicht die volle Länge des Keimes wie es bei der Dune der Fall ist, zieht sich also schon zeitig aus dem distalen Teil des Keimes zurück, wobei ihr die Basalschicht des Epithels folgt und Hornkappen, jedoch ohne den verbindenden axialen Hornstrang, bildet. Es zerreisst nun die Federscheide, die Strahlen breiten sich aus und die Hornkappen fallen ab; die Dunenfeder wird erst später abgestossen. Dabei schreitet basal das Wachstum der Feder noch gleichmässig fort. Zugleich macht sich hier ein Unterschied im Wachsum des Schaftes und der Strahlen bemerkbar, indem im Bereich des ersteren die Basalzellen immer neue Mittelzellen liefern und derart zur Verdickung des Schaftes, vornehmlich an den Seiten, beitragen. Er nimmt basalwärts ein immer breiteres Bereich des Epithels, auf Kosten der Aeste, ein, umgreift dabei zugleich mehr und mehr die Papille und geht innerhalb des Follikels in die Spule über. Mit dieser steht auch die Federscheide in Zusammenhang, die sich zuletzt jedoch ablöst. Das Epithel bildet, wie im Bereich des Schaftes, so auch in der Spule, Hornkappen und nahe der Basis Querscheidewände; die Papille erhält sich nur ganz basal in der Spule. Sie ragt jedoch mitsamt dem Epithel und dem Follikel noch unter dem Spulenende ein Stück in die Tiefe vor und dieser Federkeimrest liefert bei der Mauser das Material, aus welchem sich wieder eine neue Feder entwickelt.

XXVII. Vertebrata. D. Mammalia.

Epiderm (*Felis domestica* Briss.).

Besonders günstig für die Untersuchung erweist sich die dicke, reich geschichtete Oberhaut von den Sohlenballen der Katze (Fig. 636). An die Cutis und deren Papillen grenzt das unverhornte Stratum oder Rete Malpighi. Es zeigt zu unterst die aus cylindrischen Zellen bestehende Basalschicht, welche das Keimlager des Epithels vorstellt und in der Kernteilungsfiguren zu beobachten sind (Stratum germinativum). Darauf folgt die mächtige Mittellage, deren obere Kontur trotz der tief ins Epithel vordringenden Cutispapillen eine ebene ist. Unscharf sondert sich von einer unteren körnchenlosen Zone (Stratum intermedium) eine obere, minder hohe, die mit dunkelfärbbaren Körnern (Keratohyalinkörner) erfüllt ist (Stratum granulosum). Die Aussenlage des Epithels, welche an Mächtigkeit beiden anderen Lagen gleichkommt, besteht aus verhornten Zellen (Stratum corneum). Man unterscheidet wiederum eine untere an das Stratum granulosum anstossende, mit Pikrokarmin leuchtend rot sich färbende Zone (Stratum lucidum) von einer mächtigeren oberen Zone, die sich nicht färbt. In der Hornschicht fehlen, bis auf vereinzelte Ausnahmen im Stratum lucidum, die Kerne, welche degeneriert sind. Ebenso fehlen Intercellularräume und Brücken, welche in der Basalschicht und Mittellage gut entwickelt sind. Die äusserste Zone der Hornlage zeichnet sich durch lockeren Zusammenhalt der Zellen aus (Stratum disjunctum). Es kommt hier zur successiven Abschuppung einzelner Elemente, die durch die Ausbreitung des Schweisses begünstigt wird.

An den übrigen Flächen des Körpers ist das Epiderm von viel geringerer Mächtigkeit, was sich besonders dadurch bemerkbar macht, dass das so auffallende Stratum granulosum auf eine Zellschicht oder auf einzelne Zellen reduziert ist. Die Zellen sind im allgemeinen platter; Papillen der Lederhaut fehlen. Die flachen Hornzellen haften seitlich fester aneinander, so dass sich die einzelnen verhornten Zellschichten leicht in Gestalt von Lamellen, deren 5—6 vorkommen, trennen lassen.

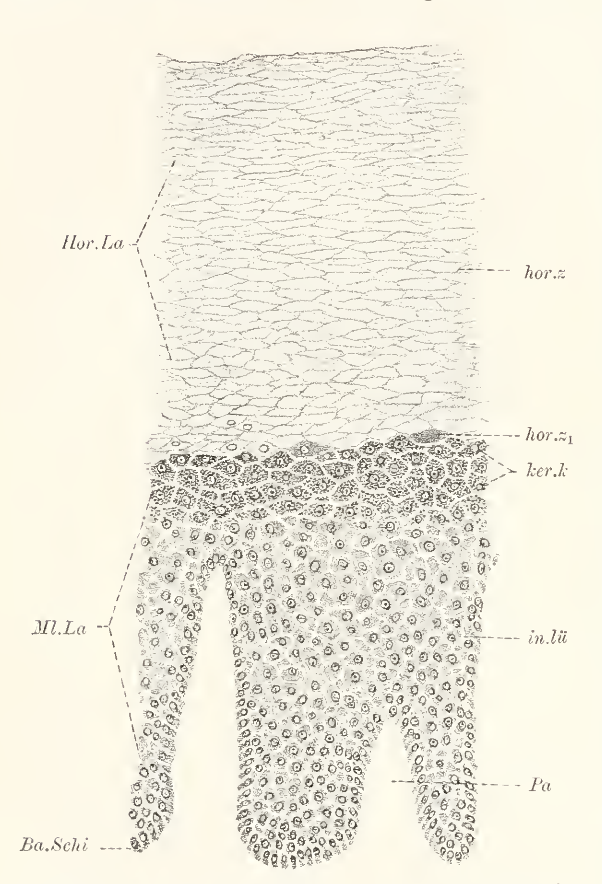


Fig. 636. *Felis domestica*, Epiderm der Fusssohle. *Ba.Schi* Basalschicht, *Ml.*, *Hor.La* Mittel-, Hornlage, *Pa* Coriumpapille, *in.lü* Intercellularlücken, *ker.k* keratohyalinhaltige Zellen des Stratum granulosum, *hor.z* Hornzelle, *hor.z*$_1$ desgl., im Stratum lucidum, während Umbildung der Keratohyalinkörner in das Eleidin.

Basalschicht. Die Basalzellen (Bildungszellen) sind im allgemeinen von cylindrischer Gestalt mit leicht verdicktem distalem Abschnitt, der den Kern enthält, und etwa doppelt so lang als breit. Der basale Teil erscheint nicht selten durch benachbarte Zellen in seiner Form beeinflusst und springt dann seitlich mit scharfen Kanten flügelartig vor; das distale Ende ist gewöhnlich abgerundet, oft aber auch zugespitzt zwischen die zunächst auflagernden Mittelzellen eingeschoben. Der Kern ist oval und arm an Nucleom, das vor allem an der Membran sich anhäuft; ein oder zwei Nucleolen kommen vor. Seitlich am Kern ist das Sarc stark verdünnt; unterhalb des Kerns verjüngt sich die Zelle ein wenig.

Das Sarc ist deutlich längsfädig struiert. Besonders im subnucleären Teil der Zelle treten bei Eisenhämatoxylin- oder bei der Kromayer'schen Färbung kräftige schwarze Fibrillen hervor (sog. Herxheimer'sche Fasern), die gelegentlich leicht gewunden verlaufen. Während sie an der Grenze zur Cutis den Zellkörper ziemlich gleichmässig erfüllen, sammeln sie sich seitlich vom Kern zu einem dünnen Mantel, um oberhalb sich wieder gleichmässiger auszubreiten und gegen die distale Peripherie auszustrahlen. Hier ist die Färbung der

Fäden stets am schwächsten; die Fibrillen haben sich in ihre Komponenten aufgelöst. Andere als längsziehende Fäden sind nicht nachweisbar; zwischen den Fäden liegt eine helle nur sehr spärlich entwickelte Zwischensubstanz, in welcher selten kleine dunkle Körnchen oberhalb des Kerns zu unterscheiden sind.

Zum deutlichen Nachweis der Intercellularlücken bedarf es dünner Schnitte. Selbst an solchen sind die Räume seitlich von den Basalzellen nicht immer sicher zu unterscheiden. Sie stellen sich als schmale helle Spalten dar, die unmittelbar an der Cutis beginnen und am deutlichsten im Umkreis des distalen Zellbereiches hervortreten. Hier können auch die Zellbrücken als zarte Verbindungsfäden, die sich in direkter Verlängerung von Sarcfäden zu den benachbarten intermedialen Zellen ausspannen, am besten erkannt werden. An den Brücken findet sich eine mittlere elliptische Anschwellung (Brückenkorn). Seitlich, zwischen den Bildungszellen, kommen Brücken auch vor, sind hier aber nicht in Verlängerung von Zellfäden gelegen, sondern verbinden die longitudinal aufsteigenden Fibrillen angrenzender Zellen in querer Richtung untereinander. Sie stellen primäre Brücken vor, die der Brückenkörner entbehren und jenen Brücken gleichen, welche sich so allgemein zwischen den Zellen einschichtiger Epithelien vorfinden. Die erst erwähnten Brücken sind dagegen als sekundäre zu bezeichnen, die durch unvollständige Sonderung der Zellen bei der Teilung entstehen. Die Brückenkörner entsprechen den Körnern der Schnürplatten und der Schlussleisten (siehe über die vermutliche Entstehung im allgemeinen Teil bei Zellteilung).

Mittellage. Die Mittelzellen sind über den Cutispapillen oft nur in 5, 6 Lagen vorhanden, viel reichlicher dagegen interpapillär entwickelt. Ihre Form kann zunächst als isodiametrische in Höhe, Breite und Tiefe bezeichnet werden. In den übrigen Lagen erscheinen sie dagegen abgeplattet und zwar umsomehr, je höher sie liegen. An der Grenze zur Hornlage überwiegt der flächenhafte Durchmesser den senkrechten um etwa das Drei- bis Vierfache. Die Zelle erscheint hier auf dem Querschnitt spindelförmig mit verdicktem mittlerem, den Kern enthaltendem, Abschnitt. Zugleich haben die Zellen an Grösse gegenüber den Basalzellen beträchtlich zugenommen und auch der Kern hat sich vergrössert. Er erscheint leerer als im Stratum germinativum; das Nucleom ist in wenigen unregelmässigen Brocken verteilt oder nur membranständig vorhanden; ein einziger grosser Nucleolus tritt scharf hervor. Vom Gerüst sind nur geringe Spuren erkennbar. Nicht selten ist der Kern geschrumpft und liegt dann einseitig in einer Zellvakuole; sein färbbarer Inhalt bildet manchmal einen einzigen, mehr oder weniger regelmässig begrenzten, Ballen.

Die Zwischensubstanz (Hyalom) des Sarcs zeigt in den unteren Zellschichten die gleiche helle körnchenfreie Beschaffenheit wie in den Bildungszellen. Erst im Stratum granulosum treten Körner (Keratohyalinkörner, Fig. 637) auf, die sich mit Hämatoxylin färben, zunächst nur einzeln und verstreut liegen, bald aber den ganzen Zellleib durchsetzen und zugleich an Grösse zunehmen. Die Körner liegen zwischen den Fäden; in den obersten Schichten verfliessen sie vielfach im Umkreis jener miteinander, so dass grössere unregelmässig begrenzte Brocken entstehen, zwischen welchen Fäden nur noch schwierig, an günstigen Stellen aber doch mit Sicherheit, zu erkennen sind. Nicht selten zeigt sich eine reihenweise Verteilung der Körner,

entsprechend dem Verlaufe der Fäden. In der obersten Zellschicht sind manchmal alle Körner. wenigstens in einzelnen Zellregionen, untereinander verflossen, so dass die betreffenden Zellen sich gleich-

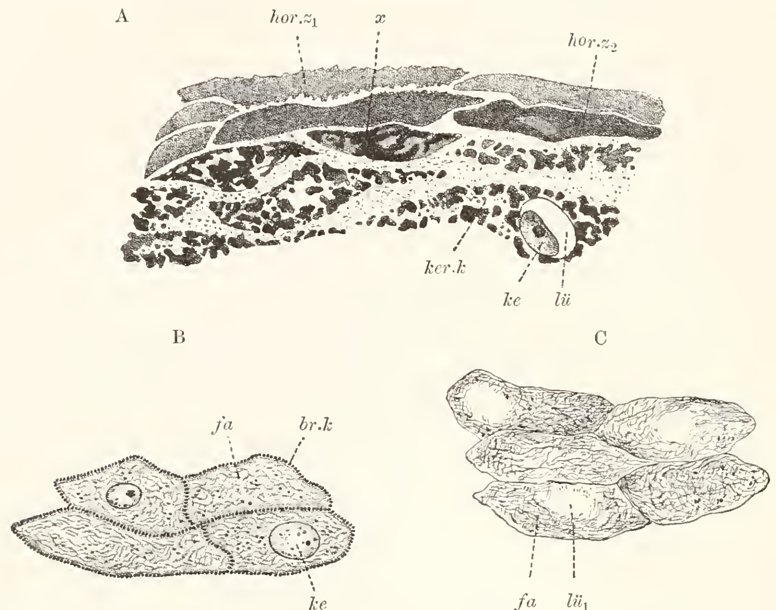


Fig. 637. Partieen aus dem Epiderm. A Stratum granulosum, C Stratum corneum, verdaut; beide Figuren von *Homo*, vola manus. B Stratum granulosum, Katzenpfote. Nach WEIDENREICH. $hor.z_1$ Hornzelle des Str. lucidum, $hor.z_2$ desgl., Bildung des Eleidins, *ker.k* Keratohyalinkörner, bei *x* sich verflüssigend, *ke* Kern, *lü* Schrumpfungslücke, *fa* Fäden des Sarcs, *br.k* Brückenkörner, $lü_1$ Kernhöhle.

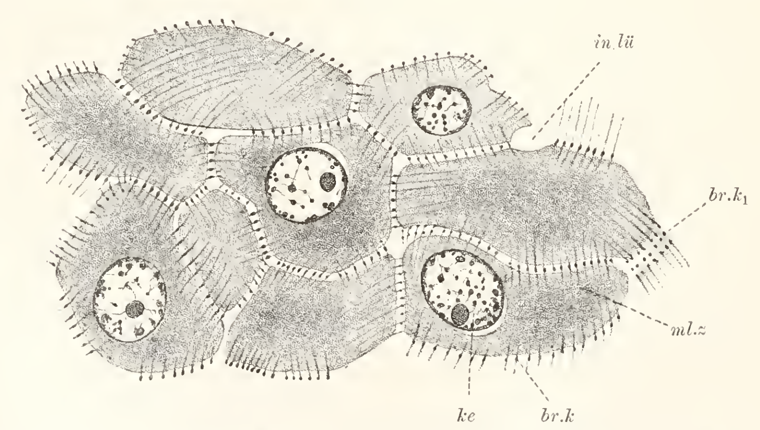


Fig. 638. *Felis domestica*, Mittellage des Epiderms von der Fusssohle. *ml.z* Mittelzellen, *ke* Kern derselben, *in.lü* Intercellularlücken, *br.k* Brückenkorn, $br.k_1$ desgl., eine Reihe Brücken quer angeschnitten.

mässig dunkel färben. Sie stellen Uebergangsstadien der Mittelzellen zu den Hornzellen des Stratum lucidum (siehe bei diesen weiteres) vor.

Das Sarc ist sehr deutlich fädig struiert; die Fäden (Fig. 638)

verlaufen nach allen Richtungen, aber zu Gruppen geordnet, die gegen die Berührungsflächen der Zellen ausstrahlen und in ziemlich regelmässig geordneten Reihen von Intercellularbrücken enden. Deutlich sieht man bei verschiedener Einstellung des Tubus widersprechende Fadenanordnungen, sowie bogenförmige Verläufe, was sich alles aus der Anwesenheit vieler Grenzflächen der Zellen und aus der Beziehung von Fadengruppen zu den einzelnen Flächen erklärt. Die Fäden strahlen von der Peripherie ins Zellinnere ein, beschränken sich also nicht bloss auf die Randzone. Sie färben sich leicht mit den angegebenen Methoden, verlaufen gestreckt und sind im allgemeinen von gleicher Stärke an allen Stellen des Zellleibs. Im Stratum granulosum zeigen sie geringere Affinität zu den Farbstoffen als in den körnchenfreien Lagen. Wie sie im Zellinnern enden, lässt sich nicht feststellen.

Die Intercellularräume sind in der ganzen Mittellage leicht nachweisbar, meist breit entwickelt und von langen, reihenweis gestellten, Zellbrücken, an denen Brückenkörner als mittlere, kurz ellipsoide Anschwellungen deutlich hervortreten, in regelmässigen Abständen durchspannt. In der granulierten Zone werden sie durchgehends schmäler gegen die Hornlage hin; die Körner behalten ihre Form bei, aber die seitlichen Faserabschnitte erscheinen verkürzt (Weidenreich). Auch sonst kann man nicht selten auffällige Differenzen in der Breite der Intercellularräume erkennen, was zweifellos durch wechselnde Entwicklung der hellen, zwischen den Zellen befindlichen, flüssigen Substanz, die als Lymphe gedeutet wird, bedingt ist. Manchmal finden sich körnige Einlagerungen in der Lymphe; nicht selten auch Leukocyten und Pigmentzellen, deren Anwesenheit zu beträchtlicher Trennung der Zellen von einander führt. Brücken sind zwischen den Deckzellen und den eingewanderten Zellen niemals nachweisbar; wie sich die Brückenkörner bei der Lösung des Zusammenhangs verhalten, wurde noch nicht genauer beschrieben. Vermutlich sinken die seitlichen Abschnitte der Brücken ins Zellsarc infolge der starken Dehnung, welche die Erweiterung der Lücke bedingt, ein und einer jeden der beiden von einander getrennten Zellen dürften Hälften der Körner anliegen (siehe auch bei Hornzellen).

Hornlage. Die Hornzellen unterscheiden sich von den Mittelzellen vor allem durch die homogene Beschaffenheit ihres Sarcs. Die Fäden bleiben erhalten (H. Rabl), sind aber, soweit sie peripher liegen, verhornt und zu einer festen Membran verbunden. Im Innern werden sie durch das Eleidin, das sich von den Keratohyalinkörnern ableitet, verdeckt, treten aber bei unvollständiger Verdauung der Zellen deutlich hervor. Während sich in Hinsicht auf die Verhornung alle Elemente der Hornlage gleich verhalten (Unna), ist das Eleidin in den unteren Schichten (Stratum lucidum) flüssig und färbt sich lebhaft mit Pikrocarmin (Ranvier); in den übrigen Lagen erscheint es fester und färbt sich abweichend (Pareleidin Weidenreich). Eisenhämatoxylin schwärzt sowohl die Hornsubstanz wie das Eleidin; bei van Gieson-Färbung ist die Hornlage gelb gefärbt.

Im einzelnen wäre folgendes über die Umbildung des Chondroms in der Hornlage anzuführen. Das Eleidin geht aus den Keratohyalinkörnern durch Verfliessen derselben bei gleichzeitiger Veränderung des chemischen Charakters hervor. Man findet an der Grenze des Stratum lucidum zum Stratum granulosum einzelne Zellen, welche

den Uebergang färberisch markieren. Das Eleidin quillt bei Anschnitt des frischen Stratum lucidum in Tropfen aus den Zellen hervor. In den unmittelbar über dem Str. lucidum gelegenen Schichten der Hornlage nimmt es festere Beschaffenheit an; da diese Schichten durch lockere Zusammenfügung der Zellen charakterisiert sind, bezeichnet sie WEIDENREICH als Stratum relaxatum. Darüber folgen Schichten mit dicht gefügten, angespannten Zellen, in denen das Eleidin sich ähnlich wie im Stratum lucidum verhält (Stratum tensum). Im zuletzt folgenden Stratum disjunctum (RANVIER) führt die Lockerung des Zellverbandes zur Abschuppung; das Eleidin liegt hier wieder in festerer Beschaffenheit vor. Dieses nicht flüssige Eleidin kann als Pareleidin (WEIDENREICH) unterschieden werden. Es zeigt Affinität zur Osmiumsäure, schwärzt sich daher bei längerer Einwirkung derselben, während das flüssige Eleidin ungeschwärzt bleibt.

Die Kerne sind vereinzelt noch im Stratum lucidum erhalten, wo sie kompakte Brocken in Hohlräumen, welche auf die ursprüngliche Kernform zurückzuführen sind, bilden, selten dieselben noch ganz ausfüllen. In den übrigen Schichten sind die Kernhöhlen leer, das Nucleom hat sich aufgelöst und ist zu Grunde gegangen. Wo Nucleom noch erhalten blieb, hat es doch seine färberischen Qualitäten verloren, färbt sich z. B. schwerer mit Hämatoxylin als mit Eosin.

Die Intercellularlücken fehlen in der Hornlage durchaus; die Zellen haften fest aneinander und zeigen bei Isolierung fein gezackte Konturen. Mittels der Zacken, welche anscheinend alternierend gestellt sind, greifen die Zellen ineinander. Die Zacken sind auf die Brückenkörner zurückzuführen, die, bei völliger Einziehung der Brückenfäden in die Zellen, allein ausserhalb der verhornten Zellen verbleiben (WEIDENREICH) und durch ihre Färbbarkeit (Hämatoxylin) die dunklen Grenzlinien zwischen letzteren bedingen.

Ueber die Ausführungsgänge der Schweissdrüsen siehe beim dermalen Bindegewebe; ebenso über die sensiblen Nervenendigungen.

Dermales Bindegewebe (*Felis domestica* BRISS.).

Das unter dem Epiderm (Sohlenballen) gelegene dermale Bindegewebe (Fig. 639) zerfällt in zwei unscharf gesonderte Lagen: in die eigentliche Cutis (Corium oder Lederhaut) und in das subkutane Bindegewebe (Unterhautbindegewebe). Das Corium bildet an seiner Oberfläche in grosser Menge Papillen, welche in das Epiderm vorspringen; andererseits sendet das Epiderm schlauchförmige Einstülpungen in die Tiefe, welche die Schweissdrüsen repräsentieren. Ueber Gefässe, Tastorgane und Nerven siehe zum Schluss.

Corium (Lederhaut). Das Corium ist eine straffe Faserhaut, welcher reichlich elastische Fasern beigemengt sind. Sie besteht aus dichtgedrängten Bindefibrillen, die durch eine spärliche Grundsubstanz zu Fasern verkittet sind, in der Hauptsache parallel zur Oberfläche verlaufen, sich aber bündelweis innig durchflechten und nicht wie gewöhnlich bei den Anamnien schichtenweis angeordnet sind. In der oberen Region ist das Gewebe ein besonders dichtes (Pars papillaris), in der unteren dagegen lockerer und von netzartigem Gefüge (Pars reticularis). Zwischen den Bindefasern finden sich verzweigte Bindezellen, deren Fortsätze die Fasern umspinnen. Die elastischen

Fasern sind von wechselnder Stärke, verlaufen nach allen Richtungen und bilden Netze, die in den Papillen aus besonders feinen Fasern bestehen. Gefässe, Nerven, Drüsen und Haarfollikel werden

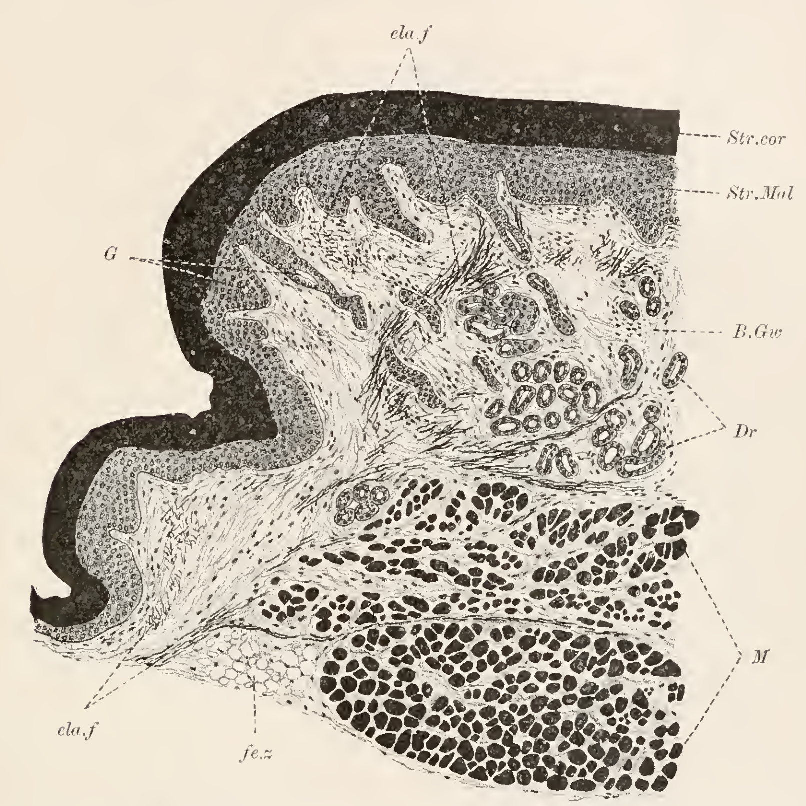


Fig. 639. *Mus musculus*, Schnitt durch einen Sohlenballen. Kombination eines mit Eisenhämatoxylin und eines mit der WEIGERT'schen Fuchsin-Resorcintinction gefärbten Schnittes. *Str.cor* und *Str.Mal* Stratum corneum und MALPIGHI, *B.Gw* Bindegewebe des Coriums, *ela.f* elastische Fasern, *Dr* Schweissdrüsenanschnitte, *G* Ausführungsgänge derselben im Epiderm, *M* Muskulatur, *fe.z* Fettzellen.

von starken elastischen Netzen und auch von aufsteigenden Bindefasern begleitet. Das Corium ist der Sitz des Hautpigments; doch fehlen speziell an der Fusssohle Pigmentzellen so gut wie ganz. Ueber die Nerven und Tastorgane siehe unten; glatte Muskelfasern des Coriums stehen zu den Haarbälgen in Beziehung (siehe dort). Leukocyten sind, wie im Epiderm, anzutreffen.

Subkutanes Gewebe (Unterhautgewebe). Das subkutane Gewebe ist durch reichen Gehalt an Fettzellen ausgezeichnet. Wo das Fettgewebe besonders stark entwickelt ist, spricht man von einer Fetthaut (Panniculus adiposus). Die Fettzellen sind runde Elemente mit wandständigem Sarc, das den Kern enthält und einen grossen Fetttropfen umschliesst. Sie liegen in einem lockeren Netz von Bindefasern, dem nur verhältnismässig wenig elastische Fasern beigemengt sind.

Schweissdrüsen (Knäueldrüsen, Glandulae sudori-

parae). Die Schweissdrüsen sind einfache Tubuli von beträchtlicher Länge, die sich im Unterhautgewebe und in den tieferen Teilen des Coriums dicht aufknäueln, mittelst eines engen Ausführungsganges in das Epiderm eintreten, hier in gewundenem Verlaufe die Lagen desselben durchsetzen und an der Oberfläche durch die Schweissporen nach aussen ausmünden. Der Tubulus wird von einer dünnen zellenfreien Grenzlamelle umgeben, der sich aussen begleitende Züge von Bindefasern, innen längsverlaufende zarte glatte Muskelfasern, anlegen. Letztere befinden sich also in subepithelialer Lage und sollen epidermalen Ursprungs sein (?). Das Epithel ist einschichtig und wird von niedrig cylindrischen, fast kubischen, Zellen gebildet, die undeutlich längsfädig struiert sind und feine eosinophile Körner enthalten, die ins Lumen ausgestossen werden. Der Kern liegt basal und zeigt einen deutlichen Nucleolus. Am Ausführungsgang (Schweissgang) verliert das Epithel den drüsigen Charakter, wird aber zweischichtig. In das Epiderm dringt der Gang immer interpapillär ein. Er ist auch hier von besonderen, ringförmig geordneten, Zellen umgeben, die aber ohne scharfe Grenze in das umgebende Zelllager übergehen. In den höheren Lagen verhornen die unmittelbar aus Lumen grenzenden Zellen.

Gefässe, Nerven und Tastorgane. Die Hautarterien entwickeln Kapillarnetze, welche einerseits sich in den Papillen, andererseits im subkutanen Fettgewebe, an den Haarbälgen, Schweiss- und Talgdrüsen ausbreiten und in Venen übergehen, die in mehreren flächenhaften Netzen angeordnet sind. Auch die Lymphgefässe sind netzig angeordnet und am reichsten im subkutanen Gewebe entwickelt. Während an Nerven das Unterhautgewebe sehr arm ist, kommen sie der Pars papillaris des Coriums reichlich zu und bilden hier ein Geflecht von Fasern, die mit Myelinscheiden ausgestattet sind und zum Teil an die Tastorgane herantreten, zum Teil, unter Verlust der Scheide, in das Epiderm eindringen, wo sie in freie Endigungen auslaufen, zum Teil auch die Muskelfasern der Cutis oder die Drüsen innervieren. Die in den Papillen gelegenen Tastorgane (Meissner'sche Körperchen) bestehen aus Packeten von eigenartigen abgerundeten Nervenzellen, den Tastzellen, die von einer dicken geschichteten Hülle umgeben sind. Fasern mit Myelinscheiden treten an die Organe heran und dringen unter Verlust der Myelin- und Schwann'schen Scheide, welch letztere direkt in die Hüllen übergeht, in sie ein. Sie verlaufen hier unter reicher Verästelung in dichten Spiralwindungen durch das Körperchen und enden mit leichten Anschwellungen an den Tastzellen.

Haare (Tast- oder Sinushaare von *Mus musculus* L.).

Die Haare sind fadenartige Hornbildungen der Oberhaut (Fig. 640), welche vom Grund einer Epidermeinsenkung (Follikel) entspringen und weit über die Oberfläche des Körpers vorragen. Als Beispiel seien die grossen Tasthaare an der Oberlippe der Maus gewählt. Der Follikel bildet eine lange Röhre, welche durch die Cutis hindurch tief in das subkutane Bindegewebe eindringt; sie besteht im Innern aus dem Follikelepithel (sog. äussere Wurzelscheide), aussen aus dem dicken bindegewebigen Haarbalg. Am letzteren sind mehrere Lagen zu unterscheiden. Unmittelbar in Umgebung des

Follikelepithels liegt eine dichte Grenzlamelle (sog. Glashaut) von homogener Struktur; sie wird umgeben von der inneren Faserlage, an welche aussen ein cavernöses Gewebe anschliesst, das aus Trabekeln von Bindegewebe und aus Venengeflechten besteht. Den peripheren Abschluss des Balges bildet eine derbe äussere Faserlage (fibröse Kapsel), die über den Haarbalgdrüsen (siehe unten) mit der inneren Lage zusammenhängt, wodurch der sog. konische Körper gebildet wird. Dicht unter den Balgdrüsen findet sich im cavernösen Gewebe ein umfangreicher Blutsinus (Lacune), in welchen ein bindegewebiger Ringwulst der inneren Faserlage (sog. schildförmiger Körper) vorspringt. An den Balg treten aus der Cutis Bündel glatter Muskelfasern heran, welche steilere Einstellung des schräg geneigten Balges und damit zugleich des Haares selbst bewirken (Arrectores pili). Im Balge liegen distal unter dem kegelförmigen Körper die Talgdrüsen (Haarbalgdrüsen), die in den Follikel einmünden. Noch vom Balg zu erwähnen ist das reichliche Vorkommen elastischer Faser-

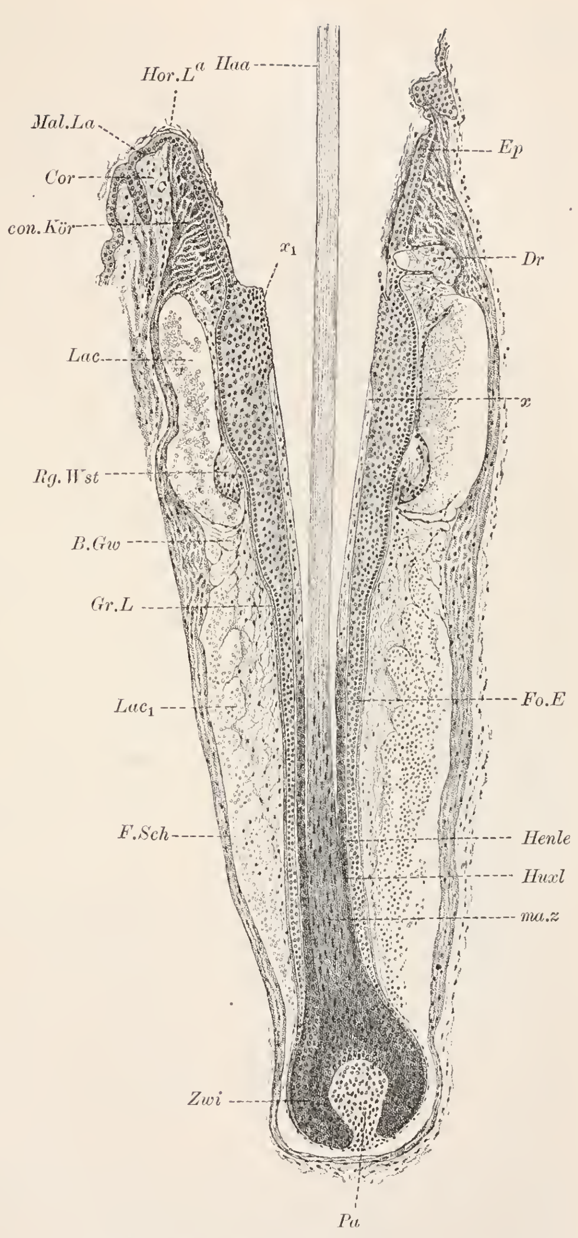


Fig. 640. *Mus musculus*, Tasthaar und Haarfollikel, längs. *Haa* Haar, *ma.z* Markzellen (nur ein Paar angeschnitten), *Zwi* Haarzwiebel, *Pa* Papille, *Henle*, *Huxl* HENLE'sche und HUXLEY'sche Zonen der Wurzelscheide, die bei *x* endet, *Fo.E* Follikelepithel, endet bei x_1, *Gr.L* Glashaut, *F.Sch* Follikelscheide (Haarbalg), *B.Gw* inneres lockeres Bindegewebe, durchsetzt von venösen Bluträumen (Lac_1), *Lac* Ringlacune, *Rg.Wst* Ringwulst, *Dr* Talg-(Haarbalg-)drüse, *Ep* Epiderm, *Hor.* und *Mal.La* Horn- und MALPIGHI'sche Lage desselben, *Cor* Corium, *con.Kör* conischer Körper.

netze; vor allem liegen dicht an der Glashaut ein aus longitudinalen und ein aus cirkulären Fasern bestehendes Netz; andere kommen den Trabekeln und der Kapsel zu.

Das Follikelepithel zeigt am Eingang in den Follikel den gleichen Bau wie in der Oberhaut; im weitaus grösseren Bereiche (eigentlicher Follikel) fehlt jedoch die Hornlage und ganz basal auch die Mittellage. Dort wo die Hornlage endet, münden die Talgdrüsen ein. An der Basis des Follikels, wo auch die Glashaut endet und der Balg sich stark verdünnt, biegt das Follikelepithel um in das Keimlager des Haares und einer charakteristischen Scheidenbildung (Wurzelscheide), welche die Follikelhöhle im Umkreis des Haares ausfüllt und unter der Einmündungszone der Balgdrüsen mit freiem Rande endigt. Das Keimlager umhüllt eine Wucherung des Haarbalges (Haarpapille), welche mit schmalem Halse beginnt, sich zum breiten Kopfe verdickt und in einen bindegewebigen Fortsatz ausläuft, der beträchtliche Länge erreichen kann. Er ist, gleich der ganzen Papille, reich an Kapillargeflechten. Die Wurzelscheide entspringt am Hals der Papille; vom Kopf erhebt sich das Haar, dessen basaler Abschnitt zur Haarzwiebel verdickt ist. Sowohl das Haar, wie die Wurzelscheide, erweisen sich in der Querrichtung des Haares aus drei konzentrischen Zonen bestehend. An der Wurzelscheide liegt aussen die rasch verhornende Henle'sche Zone; es folgt die dickere Huxley-sche Zone und die dünne innere Grenzzone. Das Haar zeigt zu innerst die Markachse, diese umgebend die Rindenzone, welche an farbigen Haaren pigmenthaltig ist, und aussen das sog. Oberhäutchen, das sich mit der Grenzzone der Scheide in regelmässiger Weise verzahnt. In der Längsrichtung des Haares unterscheidet man, abgesehen von der Haarzwiebel, zwei Abschnitte: die Haarwurzel, welche im Follikel eingeschlossen liegt und nur in ihrem unteren Abschnitte unverhornt ist, und den völlig verhornten Schaft, der frei über die Oberhaut vorragt. Im letzteren ist die Markachse lufthaltig.

Die Zonen des Haars und der Wurzelscheide sind nicht mit den Schichten der Oberhaut und des Follikelepithels zu vergleichen. Denn sie repräsentieren Quergliederungen eines lang ausgezogenen Epidermzapfens und jede Zone zerfällt wiederum der Länge nach, gleich der Oberhaut, in eine Basalschicht, Mittel- und Hornlage. Die Basalschicht aller 6 Längszonen bildet das Keimlager; sie geht seitwärts direkt in die Basalschicht des Follikelepithels über. Die Mittellagen sind von verschiedener, in der Huxley'schen Zone von beträchtlicher Höhe. Enorm sind die Hornlagen, ganz besonders die der Haarzonen, entwickelt.

Follikelepithel. Das Follikelepithel (Fig. 641) zeigt, als direkte Fortsetzung der Oberhaut, distal den gleichen Bau wie diese, nimmt aber unterhalb der Balgdrüsenmündungen gegen die Follikelbasis hin ein immer einfacheres Verhalten an. Zu äusserst liegt die Basalschicht, welche allein die Follikelbasis erreicht und hier in der Umgebung der Papille in das Keimlager des Haares und der Wurzelscheide übergeht. Je weiter basalwärts, um so mehr büssen die Basalzellen ihre im allgemeinen cylindrische Form ein, verbreitern sich vielmehr in zum Haarbalg cirkulärer Richtung unter gleichzeitiger Verschmälerung in longitudinaler Richtung, gewinnen also eine wallartige Form mit scharf auslaufenden seitlichen Enden

(von Brunn). In der Region der Haarzwiebel platten sie sich ab und gleichen nun kurzen Bändern. Verfolgt man die Basalschicht von unten nach aufwärts, so sondert sich von ihr kurz über der Haarzwiebel, etwa in der Gegend, wo die Henle'schen Zellen verhornen, gegen das Innere des Follikels hin eine Schicht platter, ziemlich umfangreicher, Zellen ab (Aussenschicht), die bis dicht unter die Einmündungsstelle der Balgdrüsen ihren Charakter wahrt. Hier dagegen, unmittelbar über dem freien Rande der Wurzelscheide, verändern die Zellen ihre Form auffallend. Sie werden höher und in der Längsrichtung des Follikels schmäler, dagegen, wie es scheint, in cirkulärer Richtung breiter. In ihrem basalen Zellteil treten vereinzelte Keratohyalinkörner auf, während das distale, frei an die Follikelhöhle grenzende, Ende verhornt erscheint, zum mindesten eine dichte Beschaffenheit annimmt. An der Einmündungsstelle der Balgdrüsen geht dieser Grenzwulst, unter neuerlicher Veränderung seines Zellcharakters, in die äusserste Schicht des dünnen Stratum granulosum jener Region über. — Zwischen Aussen- und Basalschicht schiebt sich oberhalb der Haarzwiebel eine Mittellage ein, deren Zellschichten sich bis zu 10 und mehr in der Region unterhalb des Grenzwulstes steigern; es macht sich an ihnen starke Abplattung der äusseren Schichten, welche an die besprochene Aussenschicht angrenzen, bemerkbar, während die inneren den entsprechend gelagerten der Oberhaut durchaus gleichen. Die Faserstrukturen in den Zellen entsprechen gleichfalls denen der Oberhaut (von Brunn). In der Region der Balgdrüsenmündungen ist die Mittellage auf wenige Zellschichten verdünnt, zeigt aber hier in ihren äusseren Schichten Keratohyalinkörner und nimmt, jenseits der genannten Region, durchaus den von der Oberhaut bekannten Bau an.

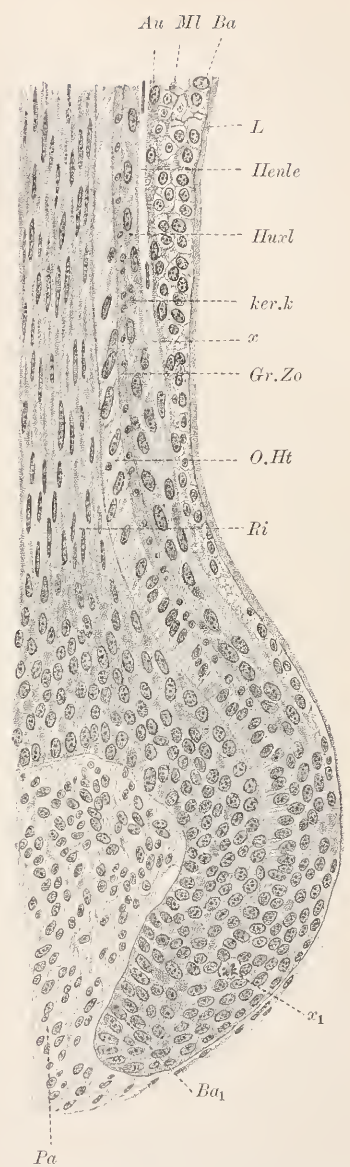


Fig. 641. *Mus musculus*, basaler Teil eines Tasthaares, der Wurzelscheide und des Follikelepithels. *Pa* Papille, *Ba_1* Basalschicht der Zwiebel, *Ri* Rinde, *O.Ht* Oberhäutchen des Haares, *Gr.Zo*, *Huxl*, *Henle* Grenz-, Huxley'sche, Henle'sche Zone der Wurzelscheide, *Au*, *Ml*, *Ba* Aussen-, Mittel-, Basallage des Follikelepithels, *ker.k* Keratohyalinkörner, *x* Beginn der Verhornung in der Henle'schen Zone, *x_1* Teilungsfigur, *L* Glashaut.

Wurzelscheide. Die in ihrer phylogenetischen Bedeutung so be-

merkenswerte Wurzelscheide (siehe unten) besteht, wie erwähnt, aus drei Zonen, die alle bis zum Keimlager herab zu verfolgen sind und in ihrem Verlaufe sämtlich verhornen. Zuerst verhornt die äussere oder Henle'sche Zone, die durchwegs nur aus einer Zellschicht besteht, etwa in der Region, in welcher die Aussenschicht des Follikelepithels beginnt, dicht über der Haarzwiebel. Die zunächst auf dem Längsschnitt kubischen Zellen nehmen bei der Verhornung eine gestreckte platte Form an. Die Kerne bleiben durchwegs erhalten und platten sich gleichfalls ab. Vor der Verhornung treten Keratohyalinkörner auf, deren Aussehen z. T. sehr auffallend ist. Sie zeigen rundliche oder langgestreckte, scharfbegrenzte Form, färben sich nur blass und enthalten eine oder ein paar winzige intensiv glänzende Vakuolen. — Bemerkenswert ist das Vorkommen von Lücken zwischen den Zellen der Henle'schen Zone, durch welche laterale Fortsätze der Huxley-schen Zellen sich erstrecken.

Die vom Keimlager an aus 2—3 Zellschichten bestehende Huxley-sche Zone hat voluminösere Elemente, welche viel später verhornen als die Henle'schen Zellen, etwa auf halber Distanz zwischen Haarzwiebel und Einmündungsregion der Balgdrüsen. Dementsprechend ist das Stratum granulosum hier weit mächtiger und auch im Vergleich zur Oberhaut enorm entwickelt. In den Zellen desselben finden sich neben echten, dunkel sich färbenden, Keratohyalinkörnern auch die oft ziemlich grossen blassen Schollen von rundlicher oder eckiger Form mit den stark lichtbrechenden Vakuolen (siehe Henle'sche Zone) vor. Die Gestalt der Zellen ist eine längliche, distal gezackte, basal spitz auslaufende. Auf der lateralen Seitenfläche erheben sich eigenartige flügelförmige Fortsätze, welche die erwähnten Löcher der Henle'schen Zone durchsetzen und sich flach an die Aussenschicht des Follikelepithels anlegen.

Die innere, mit dem Haaroberhäutchen verzahnte, Grenzzone der Wurzelscheide ist gleichfalls bereits am Keimlager der Haarzwiebel als gesonderte einfache Zellschicht zu unterscheiden. Ihre Elemente platten sich rasch ab, verbreitern sich dabei aber nur in cirkulärer Richtung zum Haare, welches sie als schmale Bänder, ähnlich einer queren Muskellage, umgeben. Die Kerne ziehen sich dabei in lange dünne Cylinder aus, die auf Längsschnitten durch die Haarwurzel kleine dunkle Kreise oder Ellipsen, bei Flächenanschnitten schmale dunkle Streifen von gelegentlich gekrümmtem Verlaufe, dicht im Umkreise des Oberhäutchens, bilden. In den verhornten Zellen platten sich die Kerne zu dünnen Bändern ab. Die Verhornung beginnt wenig früher als in der Huxley'schen Zone; dabei zeigen die in der Längsrichtung des Haares oben und unten gelegenen schmalen Grenzflächen eine schräge Neigung nach abwärts und zugleich springt die untere Grenzfläche jeder Zelle mit ihrem medialen Saum über die obere Grenzfläche der darunter gelegenen Zelle vor. Hierdurch entstehen cirkulär verlaufende Zahnkanten, gegen welche entsprechende Kanten der Zellen des Haaroberhäutchens vorspringen. Das Haar erscheint auf solche Weise in seiner Lage gegen Zug von aussen gefestigt. — Keratohyalinkörner treten in den Zellen vor der Verhornung nur spärlich auf und sind schwierig nachzuweisen.

Bei Betrachtung des Haares sei mit dem Oberhäutchen begonnen. Die einfache Zellschicht, aus der es besteht, ist, wie die Zonen der Wurzelscheide, bis zum Hals der Papille unterscheidbar,

wo sie in das Keimlager übergeht. Ihre Zellen sind zunächst isodiametrisch, später, und zwar sehr bald, cylindrisch geformt, worin sie von allen Schichten des Organs beträchtlich abweichen, vor allem da sie reichlich doppelt so lang als breit sind, zunächst senkrecht zu den Zellen der Haarrinde, später schräg aufsteigend, zuletzt fast parallel zu letzteren stehen. Intercellularbrücken, die in der Wurzelscheide, wie es scheint, fehlen, sind hier leicht festzustellen, solange noch keine Verhornung eingetreten ist; ebenso tritt eine Längsfaserung des Sarcs deutlich hervor. Die Verhornung beginnt zugleich mit der der Haarrinde, vor der Verhornung der HUXLEY'schen Zone, in einem Abstand von der Haarzwiebel, der ungefähr 2 Längsdurchmessern letzterer entspricht. Keratohyalinkörner treten nicht auf, ebensowenig wie in der Rindenzone; die Kerne, welche bereits, entsprechend der schmalprismatischen Zellform, stark seitlich abgeflacht erscheinen, zeigen einen kompakten, zunächst dunkelblau, dann immer lichter sich färbenden, Inhalt, bis sie schliesslich nicht mehr zu unterscheiden sind. Die freie, gegen die Wurzelscheide gewendete, Zellfläche entwickelt Zahnkanten, welche in die der Grenzzone der Scheide eingreifen (siehe bei Wurzelscheide).

Die Haarrindenzellen nehmen ihren Ausgang von dem Keimlager des ganzen Papillenkopfes, mit Ausnahme der kleinen mittleren Stelle, wo das Haarmark seinen Ursprung nimmt. Aus den cylindrischen Zellen des Keimlagers entwickeln sich in allmählichem Uebergang innerhalb der Haarzwiebel lange (Fig. 642) platte faserartige, scharf konturierte, Elemente, deren Längsachse der des Haares entspricht. In dieser Form verhornen sie in einiger Entfernung von der Haarzwiebel; Keratohyalinkörner treten vor der Verhornung nicht auf, doch soll die entsprechende Region sich durch leichte Färbbarkeit mit Anilinfarbstoffen auszeichnen (VON BRUNN). In den Zellen der Haarzwiebel sind Fäden leicht zu unterscheiden, deren Anordnung zunächst an die in der Oberhautmittellage erinnert; später verlaufen sie ausschliesslich längs, sind aber in den Hornzellen nicht mehr (ausser bei Verdauung) zu unterscheiden. Bei der Verlängerung des Zellkörpers nehmen auch die erst ovalen Kerne eine langgestreckte, schlank spindelige, fast eine Stab-Form an; ihr Nucleom ordnet sich immer dichter und der Nucleolus ist bald nicht mehr unterscheidbar. Später degeneriert das Nucleom färberisch und entzieht sich in den verhornten Zellen nach und nach völlig dem Nachweise (siehe auch bei Oberhäutchen). — In der Haarzwiebel sind Intercellularräume und Brücken deutlich zu erkennen. Zwischen den Zellen finden sich Pigmentzellen eingelagert.



Fig. 642. Isolierte Rindenzellen eines Haares, nach KÖLLIKER.

Von der Spitze des Papillenkopfes entspringt die Markachse des Haares, deren Zellen den bindegewebigen Fortsatz der Papille umgeben und sich über demselben einreihig ordnen. Die Markzellen haben, je nach dem Alter und der Region des Haares, die Gestalt schmaler, schlanker oder kurzer, breiter Cylinder, die im ersteren Falle, wie es für das junge, in der Uebersichtsfigur dargestellte, Haar zutrifft, wenig hervortreten, im letzteren Falle eine scharf unterschiedene Haarachse

bilden, deren Zellen unter Entwicklung von Keratohyalinkörnern peripher verhornen und im Innern lufthaltig werden.

Innervierung. Das Follikelepithel und der Haarbalg werden von dem subpapillären Nervengeflecht der Cutis und vom tiefen Nervenplexus des subkutanen Bindegewebes aus innerviert. Im Balg finden sich innere und äussere sensible Geflechte mit freien Endigungen. Von dem inneren Geflecht aus dringen Nervenfasern ins Follikelepithel und liefern hier einerseits freie Terminalen, wie sie überall in der Oberhaut vorkommen, andererseits laufen die Endzweige im unteren Follikelbereich in kleine Endplatten (Tastmenisken) aus, die für die Tasthaare bezeichnend sind. In der Papille giebt es gleichfalls viele Endverzweigungen, die aber vasomotorischer Natur sind, da sie an den Kapillaren auslaufen.

Entwicklung. Bei der embryonalen Haarentwicklung entsteht zunächst eine Epidermwucherung, die von der Basalschicht ausgeht, in die Tiefe einsinkt und die Anlage des Haares, der Wurzelscheide und des Follikelepithels vorstellt. Die Papillenanlage entsteht bald zeitig (Tasthaare), bald später, als Wucherung des unterliegenden Coriums. Bei Verlängerung der Epithelwucherung tritt in ihr eine Sonderung ein in das äussere Follikelepithel und einen inneren Kegel, der auf der Coriumpapille aufsitzt (Haarkeim). Der Kegel wächst rasch in die Länge und zeigt bald deutlich seine Zusammensetzung aus dem axialen Haar und der umgebenden Wurzelscheide. Beim Durchbruch des Epiderms wächst nur das Haar nach aussen vor; die Wurzelscheide stösst dagegen Hornzellen am freien Rande ab. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.

Phylogenetische Ableitung (siehe Fig. 199 und 200). Nach den Darlegungen von Maurer, die hier geteilt werden, sind die Haare phylogenetisch auf die Hautsinnesorgane der Amphibien (siehe bei diesen) zurückzuführen. Für die Ableitung spricht vor allem ein gewichtiges Moment. Die Wurzelscheide der Haare erscheint in der Organscheide des Hautsinnesorgans vorbereitet. Beide Scheidenbildungen zeigen einen freien Rand, an dem auch bei den Hautsinnesorganen Verhornung eintreten kann. Diese Verhornung ist hier mit Rückbildung des Sinnesorgans verknüpft; für das erste Auftreten der Haare wäre völlige Degeneration, nach Maurer Umbildung der Sinneszellen in die Markzellen, anzunehmen, während zugleich auch der Sinnesnerv der Organpapille schwindet. An den Tasthaaren finden sich nur sensible Terminalen im Follikelepithel, die sich den überall nachweisbaren freien Nervenendigungen der Oberhaut anschliessen. Die Ausbildung der Wurzelscheide bleibt völlig unverständlich, wenn man, wie es früher geschah, die Haare, gleich den Federn, als eigenartige Schuppenbildungen auffasst. Den Schuppen und Federn fehlt eine der Wurzelscheide entsprechende Bildung durchaus. Hervorzuheben ist ferner noch, dass die Entstehung der Haare wie der Sinnesorgane vom Epiderm, die der Schuppen vom Corium aus, eingeleitet wird.

Talgdrüsen (Haarbalgdrüsen, Glandulae sebaceae). Die Talgdrüsen sind fast immer an die Haarbälge gebunden, in deren distales Lumen sie, oberhalb der Wurzelscheide des Haares, einmünden. Sie liegen innerhalb der fibrösen Kapsel, an deren Uebergangsstelle in die innere Faserlage des Balgs, unterhalb des konischen Körpers; Muskelfasern fehlen an ihnen. Der Form nach sind es acinöse Drüsen,

die aus einer Gruppe länglicher Acini bestehen, welche in gemeinsame kurze Ausführungsgänge einmünden. Das Epithel der letzteren geht an der Ausmündung direkt in das Follikelepithel über; gegen die Acini hin nimmt die Schichtenzahl ab und es bleibt an der Drüse nur die Basalschicht deutlich, von welcher aus die körnigen Talgzellen entstehen, die den Acinus vollständig erfüllen und zuletzt mit dem halbflüssigen Inhalt (Talg, Sebum) ausgestossen werden. Die ausgebildete Talgzelle ist ein rundliches, durch die Umgebung in der Form beeinflusstes, Gebilde mit sehr regelmässig maschiger Gerüststruktur. In den Maschen liegt das Sekret; der zunächst ovale Kern liegt in der Zellmitte und zeigt einen deutlichen Nucleolus. Bei der Degeneration der Zelle, die mit der Sekretreife verbunden ist, nimmt er unregelmässige Form an.

Rückenmark (*Lepus cuniculus* L.).

Die Form (Fig. 643) des Rückenmarkes (Brustregion) ist annähernd die einer quergestellten Ellipse mit leicht eingebuchteter dorsaler und tief eingeschnittener ventraler (Fissura ventralis) Fläche, welch

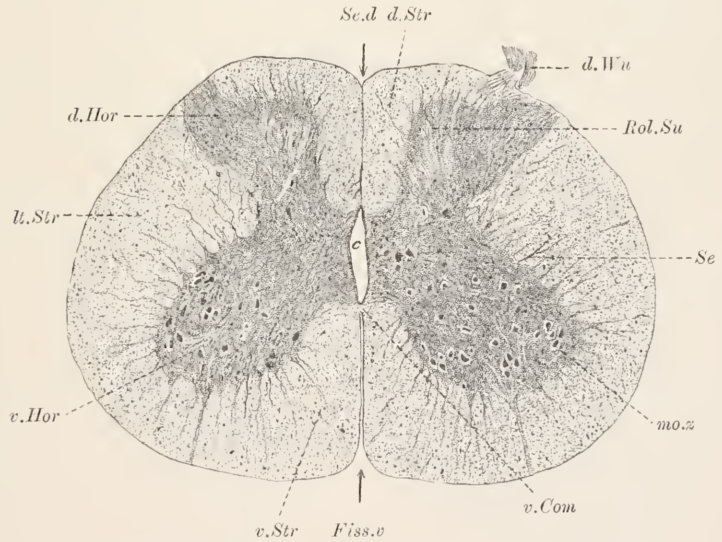


Fig. 643. *Lepus cuniculus*, Brustmark quer. *c* Centralkanal, *Fiss.v* Fissura ventralis, *Se.d* Septum dorsale, *v.* und *d.Hor* ventrales und dorsales Horn, ersteres mit motorischen Zellen (*mo.z*), letzteres mit Substantia Rolandi (*Rol.Su*), *v.*, *lt.*, *d.Str* ventraler, lateraler, dorsaler Nervenfaserstrang, *v.Com* ventrale Commissur, *d.Wu* dorsale Wurzel.

letztere etwas breiter als die dorsale ist. Ziemlich genau in mittlerer Höhe der Medialebene liegt der Centralkanal, der höher als breit ist. Er wird von grauer Substanz umgeben, welche vier kreuzförmig und schräg gestellte Flügel bildet, deren ventrale (ventrale Hörner) voluminöser sind als die etwas steiler gestellten dorsalen (dorsale Hörner). An letzteren ist ein proximaler halsartiger und ein leicht erweiterter kopfartiger distaler Teil zu unterscheiden. Die dorsalen Hörner erreichen fast die Peripherie des Markes, die ventralen enden in nicht unbeträchtlichem Abstand

davon. In Umgebung der grauen Substanz liegt die der Nervenzellen entbehrende weisse Substanz. In beiden Substanzen verteilen sich Capillaren, welche, von dünnen Bindegewebsscheiden umgeben, bis dicht an den Centralkanal vordringen. Durch die Fissura ventralis und ein dünnes bindegewebiges dorsales Längsseptum, das von der Peripherie bis fast zum Centralkanal vorspringt, wird das Mark in eine rechte und linke Hälfte geteilt. Die weisse Substanz jeder Seite gliedert sich durch die Hörner der grauen Substanz und die von diesen in die Nervenwurzeln ausstrahlenden Nervenfaserbündel in drei Nervenfaserstränge: die ventralen, lateralen und dorsalen Stränge.

Die graue Substanz lässt verschiedene Regionen unterscheiden. Der Centralkanal wird unmittelbar umgeben von der Substantia gelatinosa centralis, welche der Nervenzellen und Pilarsubstanz entbehrt, demnach ausschliesslich aus Stütz- und Hüllgewebe, nebst Gefässen, besteht. Ventral von der Substantia gelatinosa liegt die dünne graue ventrale, dorsal die gleichfalls dünne graue dorsale Kommissur. Lateral findet sich jederseits die Mittelzone, deren Nervenzellen, sog. Mittelzellen, ihren Axon vorwiegend in die Seitenstränge, seltener in die Ventralstränge oder durch die ventrale Kommissur in die andere Markhälfte senden (Seitenstrang-, Ventralstrang-, Kommissurenzellen). In den Ventralhörnern ist der Sitz der motorischen Zellen, die sich vorwiegend in lateralen und medialen Gruppen, in geringerer Zahl in Zwischengruppen, vorfinden und ihren Axon durch eine benachbarte ventrale Wurzel nach aussen senden. In den genannten Zwischengruppen überwiegen Seitenstrang-, Ventralstrang- und Kommissurenzellen. Von der Mittelzone sind noch besondere Gruppen dicht neben der dorsalen grauen Kommissur (Clarke'sche Säulen) zu erwähnen, welche Seitenstrangzellen enthalten. Die Dorsalhörner enthalten vor allem die sog. Dorsalhornzellen, welche Seitenstrangzellen repräsentieren, deren Axone aber in der Grenzschicht der grauen Substanz verlaufen. Es kommen ferner vor sog. Golgi'sche Zellen, deren Axone in der grauen Substanz verbleiben, und Dorsalstrangzellen, deren Axone in die dorsalen Stränge eintreten. Am Kopf der dorsalen Körner ist ein distaler breiter Bezirk durch Zellenarmut ausgezeichnet (Rolando'sche Substanz); die hier gelegenen kleinen Zellen sind vorwiegend Dorsalstrangzellen, nur zum geringen Teil Seitenstrangzellen. Die Kommissuren entbehren der Zellen.

Die weisse Substanz enthält ausser Glia, Hüllgewebe und Gefässen nur Nervenfasern von dreierlei Herkunft. Ein Teil stammt aus dem Gehirn; er besteht aus den absteigenden Axonen der Pyramidenzellen des Grosshirns (Pyramidenbahnen), welche in den Seitensträngen verlaufen; ferner aus absteigenden Axonen von Zellen des Kleinhirns (absteigende Kleinhirnbahnen), die gleichfalls in den Seitensträngen verlaufen. Ein zweiter Teil entstammt den Spinalganglien und tritt durch die dorsalen Wurzeln in das Mark ein, um hier in den Hintersträngen zu verlaufen. Die Hinterstränge bestehen fast ausschliesslich aus solchen sensiblen, von den Spinalganglien kommenden, Fasern, unter denen jederseits ein Bündel, das bis zur Medulla oblongata emporsteigt, als Goll'scher Strang unterschieden wird. Der dritte, quantitativ überwiegende, Teil

der im Mark verlaufenden Nervenfasern entstammt dem Mark selbst und bildet die Ventralstränge vollständig, die Lateralstränge zum grossen Teil, spielt dagegen in den Hintersträngen nur eine bescheidene Rolle. Die Fasern entstammen den bei grauer Substanz erwähnten Ventralstrang-, Seitenstrang-, Kommissuren- und Hinterstrangzellen. Besonders zu erwähnen sind die Axone der CLARKE'schen Säulen, die in den Seitensträngen zum Kleinhirn aufsteigen (aufsteigende Kleinhirnbahnen).

Im folgenden wird das Stütz-, Hüll- und Nervengewebe eingehend besprochen; zum Schluss folgt eine übersichtliche Darstellung der Faserverläufe. Auf das Bindegewebe und die Gefässe, sowie auf die Markscheiden (Pia, Dura mater und Arachnoidea), wird nicht eingegangen.

Stützgewebe. Dieses besteht aus Stütz- und Gliazellen. Die Stützzellen (sog. Ependymzellen) begrenzen den Centralkanal, sind wimpertragend und setzen sich basalwärts in Stützfasern fort, deren Endigungen nur für die dorsal und ventral gelegenen Zellgruppen festzustellen sind. Die ventrale Gruppe sendet ihre Fasern zur Fissura ventralis, die dorsale zum bindegewebigen Septum; die Fasern der seitlichen Zellgruppen zeigen differenten Verlauf, geben wahrscheinlich nahe der Ursprungsstelle Seitenzweige ab und sind schon in der Nähe des Kanales nicht mehr zu verfolgen. Embryonal erreichen sie nachweisbar die Peripherie. Am schlanken Zellkörper wird aufsteigend die Faser undeutlich und dürfte sich in die vorhandenen Fäden auflösen, welche zum Kanal verlaufen, hier eine kornartige Anschwellung zeigen (Basalkörner) und in die sehr zarten und leicht vergänglichen Wimpern sich fortsetzen. Eine Cuticula fehlt. Der Kern ist von länglicher Form, liegt in verschiedenen Niveaus und enthält meist nur wenig Nucleom und einen deutlichen Nucleolus. Schlussleisten sind leicht nachweisbar; auch Intercellularlücken und Brücken sind zwischen den Stützzellen vorhanden.

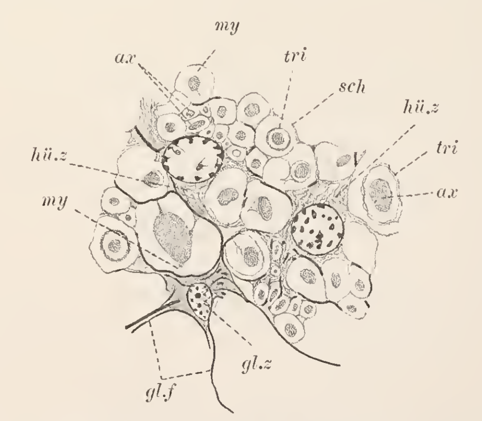


Fig. 644. *Lepus cuniculus*, Partie aus der weissen Substanz des Rückenmarks. *ax* Axone, *hü.z* Hüllzellen, *sch* unscharf begrenzte Scheiden, vom Hüllgewebe gebildet, *my* Myelinreste (Fixierung mit PERENYI'scher Flüssigkeit), *gl.z* Gliazelle, *gl.f* Gliafasern, *tri* Trichteranschnitte.

Die Gliazellen (Fig. 644) verteilen sich ziemlich gleichmässig über die graue und weisse Substanz. Ihr Zellkörper ist klein und enthält einen nucleomreichen und daher meist dunkel gefärbten Kern von länglicher, wechselnder Form; ein Nucleolus ist nicht immer zu unterscheiden. Am Zellkörper treffen eine verschieden grosse Zahl von Gliafasern zusammen; entsprechend diesen erscheint der Körper in kurze Zipfel ausgezogen. Die Fasern lösen sich an ihm in peripher verlaufende Fibrillen auf, die in andere Fasern einstrahlen. Derart kommt es zur Bildung eines bald dicht, bald streifig,

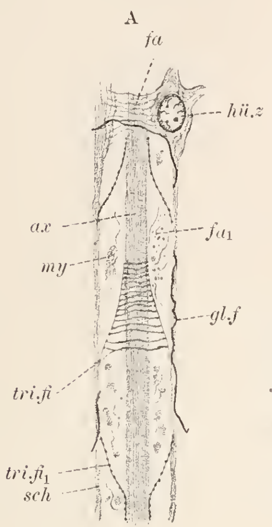
erscheinenden Gliamantels in Umgebung des Kernes; in anderen Fällen ziehen dicke Fibrillen ohne sich aufzulösen oder auch nur ihre Richtung zu ändern vorüber. Wohl immer ist sämtliches Sarcgerüst in Gliafibrillen umgewandelt; körnige Einlagerungen fehlen; daher findet sich unmittelbar in Umgebung des Kerns nur ein schmaler heller Raum. Die Fasern haben glatte Konturen und gleichen den Stützfasern. An gut konservierten und nach Heidenhain gefärbten Perenyi-Präparaten des Markes sind ausschliesslich sie schwarz gefärbt und sehr gut zu studieren; sie verlaufen gerade oder leicht geschlängelt, zeigen gleichbleibende Dicke und verzweigen sich nur wenig. Viele enden am Bindegewebe der Gefässe oder der Peripherie; meist ist die Endigungsweise nicht festzustellen. Die Verlaufsrichtung ist sehr verschieden und vor der Hand nicht nach Gesetzen zu beurteilen.

Ob die mit ausserordentlich zahlreichen Fortsätzen versehenen sog. Astrocyten, die durch die Golgi-Methode sichtbar werden, sämtlich zur Glia und nicht vielmehr zumeist zum Hüllgewebe gehören, bleibt vor der Hand fraglich. Mit Sicherheit zurückzuweisen ist die Angabe Weigert's, dass viele Gliafasern völlig selbständig seien, also in keiner Beziehung zu Zellen stünden. Die von Weigert beschriebenen Kerne, die nicht zu Gliazellen gehören, dürften auf das Hüllgewebe zu beziehen sein (siehe dieses).

Hüllgewebe. Die Hüllzellen verteilen sich im ganzen Marke. Sie zeigen in Umgebung runder heller Kerne, die durchschnittlich etwas grösser als die der Glia-, aber kleiner als die der Nervenzellen sind, ein helles fädiges Sarc, das auch in den Fortsätzen vorliegt. Körner sind innerhalb der grauen Substanz reichlich eingestreut, fehlen aber in der weissen; sie nehmen bei Eisenhämatoxylinfärbung einen grauen Ton an. Der Zellkörper hat die verschiedensten Formen: bald treten wenige stärkere Fortsätze deutlich hervor, bald sind Fortsätze überhaupt nicht zu unterscheiden und der Kern liegt, von einem schmalen Sarcsaum umgeben, in einem zarten fädigen Retikulum, welches alle nervösen Teile umspinnt und in welches sich auch die vorhandenen Fortsätze auflösen. Ein zusammenhängendes Netzwerk dürfte nicht vorliegen; vielmehr handelt es sich wohl nur um reich verästelte Fortsätze, von denen erst nachzuweisen wäre, ob sie untereinander anastomosieren. Vielleicht ist auch die Verästelung der Fortsätze nur eine geringe; ein sicherer Entscheid über diese Fragen ist zur Zeit nicht möglich und bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten. Die Kerne zeigen verstreut liegende Nucleinkörner an einem lockeren Gerüst und einen Nucleolus. Sie sind meist von rundlicher Form.

Mit dem Retikulum, wie der Kürze halber die Summe der feinen Verästelungen des Hüllgewebes genannt werden soll, hängen die Myelinscheiden zusammen. Perenyi-Präparate, in denen das Myelin verschwunden ist, sind für diesen Nachweis besonders geeignet. In der Umgebung der Axone bildet das Retikulum eine wenig deutlich begrenzte Aussenscheide (Fig. 645), die mit der Schwannschen Scheide in den Nerven zu vergleichen ist. Viele Kerne liegen ihr dicht an; bei flächenhaftem Anschnitt zeigt sie an günstigen Stellen cirkulär geordnete Fäden. Doch ist immer zu berücksichtigen, dass die Scheide direkt mit dem Retikulum zusammenhängt und nicht gesondert dargestellt werden kann. Von ihr aus senken sich gegen den Axon hin regelmässig struierte trichterartige Bildungen in die Myelinscheide ein, die schräg gestellt sind und den Axon ein Stück weit be-

gleiten. Sie zeigen deutlich cirkulärfädige Struktur; man erkennt einen zarten, schwärzbaren Faden, der wie es scheint, in engspiraler Aufrollung den ganzen Trichter bildet (Trichterfibrille). Mit



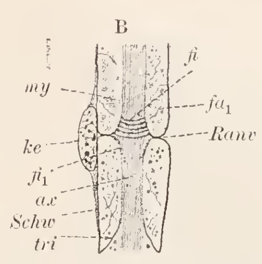


Fig. 645. *Lepus cuniculus,* Axon und Umhüllungen desselben, im Mark (A) und im Nerven (B). *ax* Axon, *hü.z* Hüllzelle des Marks, *sch* von Hüllzellen gebildete, unscharf gesonderte, Aussenscheide, *fa* Fäden derselben, *tri.fi* cirkuläre Fibrille eines Trichters, *tri.fi*$_1$ dieselbe, quer getroffen, *my* Myelinreste (Fixierung mit Perenyi'scher Flüssigkeit), *fa*$_1$ Gerüst der Myelinscheide, *Schw* Schwann'sche Scheide, *ke* Kern derselben, *fi* und *fi*$_1$ cirkuläre Fibrillen der Ranvier'schen Einschnürung (*Ranv*).

einer Gliafaser ist diese Fibrille nicht zu verwechseln. Die Anordnung der Trichter, welchen die sog. Schmidt-Lantermann'schen Einkerbungen der Myelinscheide entsprechen (siehe weiteres bei Nervenwurzeln und Nerven), wechselt. Sie verteilen sich in geringen, aber nicht immer gleich weiten, Entfernungen und sind bald nach vor-, bald nach rückwärts gewendet. Am freien Rande schneiden sie scharf ab; bei einzelnen beobachtet man auch einen Umschlag an der Berührungsstelle mit dem Axon in die entgegengesetzte Verlaufsrichtung. Eine Innenscheide in unmittelbarer Umgebung des Axons ist nicht überall mit voller Sicherheit nachweisbar, dürfte aber nirgends fehlen. Wo man sie erkennt, erscheint sie gewissermassen als zartere Fortsetzung der Trichter, mit denen sie jedenfalls auch zusammenhängen dürfte, wenngleich, wie erwähnt, der freie Trichterrand gewöhnlich scharf begrenzt ist. Vom Myelin finden sich an den Perenyi-Präparaten in der Myelinscheide nur gerinnselartige Reste; dagegen kann man Fäden erkennen, die sich zwischen Aussenscheide und Axon, bez. Innenscheide, in anscheinend unregelmässiger Anordnung verteilen. Wahrscheinlich stellen diese leicht zerreissbaren Fäden, die ohne Zweifel präformiert, nicht Kunstprodukte, sind, Trichter im kleinen, die bei der Konservierung leicht zerstört werden, vor; sie dienen jedenfalls, gleich den Trichtern, dem Myelin zur Stütze und sind, ihrem färberischen Verhalten nach, was wohl auch für die Trichter gilt, von eigenartiger Beschaffenheit (sog. Neurokeratinnetz Ewald's und Kühne's).

Sämtliche hier erwähnten eigenartigen Hüllgewebsbildungen sind als solche mit voller Sicherheit von der Glia zu unterscheiden. Zwar giebt es Fälle, in denen die Entscheidung fraglich bleibt, ob eine

Hüll- oder Gliazelle vorliegt; die typischen Elemente sind aber auffallend verschieden. Selbstverständlich muss die Schwärzung gut gelungen sein, damit nicht auch Hüllgewebsfäden als Gliafasern erscheinen oder umgekehrt ein grösserer Teil der Glia als Hüllgewebe imponiert. Für die Hüllzellen ist die Bildung eines spongiösen Retikulums von zartfädiger Struktur charakteristisch. Differenzierungen des Retikulums sind die Axonscheiden, die sich aufbauen aus einer wenig scharf umgrenzten Aussenscheide, aus der sehr zarten Innenscheide und aus dem zwischen beiden Grenzschichten gelegenen Myelinraum, der von den Trichtern und übrigen erwähnten Fadenbildungen durchsetzt wird. Was man gewöhnlich Myelinscheide nennt, ist daher keine selbständige Bildung, sondern nur ein Teil der sehr kompliziert gebauten Axonscheide, die in den Nerven verstärkt erscheint (siehe dort weiteres). Vom Hüllgewebe sei noch erwähnt, dass die Hüllzellen, sowohl in der grauen wie in der weissen Substanz, sich vielfach in Reihen anordnen, was nirgends für die Gliazellen gilt. Ohne Zweifel ist das Hüllgewebe, wie bei den Amphibien, mesodermaler Abkunft, wofür in erster Linie die Identität desselben mit den Schwann'schen Scheiden der Axone in den Nerven spricht. — Ueber die chemische Beschaffenheit des Myelins siehe bei Amphibien.

Nervengewebe. Als Typus der Nervenzellen des Markes gelten die motorischen Ventralhornzellen (Fig. 646). Sie

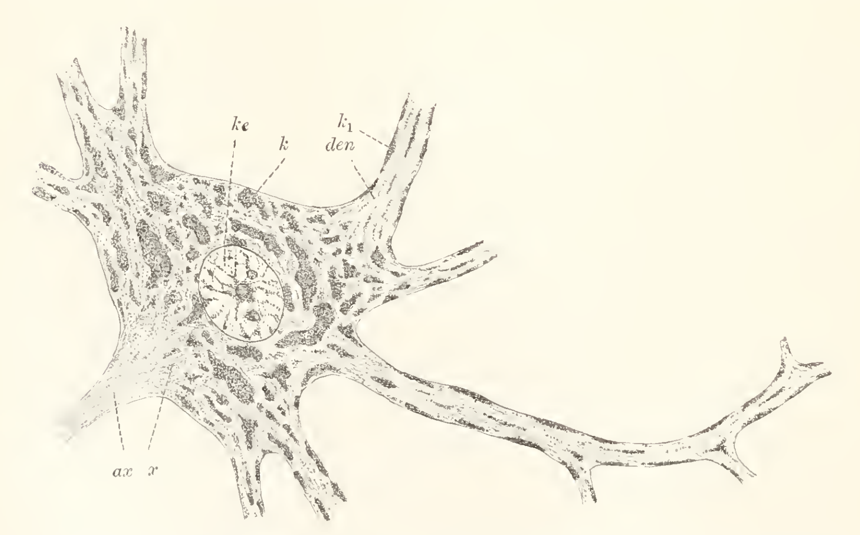


Fig. 646. *Lepus cuniculus*, motorische Nervenzelle des Rückenmarks. *ke* Kern, *den* Dendrit, *ax* Axon, *x* Ursprungsstelle desselben, *k* Neurochondren (Nissl'sche Körner), k_1 desgl., spindelförmig.

sind multipolar und zeigen 3—12 verhältnismässig mächtige Dendriten, die sich in verschiedener Entfernung aufzweigen, und einen schlanken Axon, der durch eine benachbarte ventrale Wurzel nach aussen zieht. Im mannigfaltig gestalteten, auf dem Schnitt bald länglich spindel-, bald gedrungen sternförmigen oder polygonalen,

Zellkörper sind zu unterscheiden eine helle Lymphe mit eingestreuten feinsten Granulationen, Neurofibrillen und stark färbbare Körner (Neurochondren, sog. NISSL'sche Körner). Der grosse kurz ellipsoide Kern liegt im Mittelpunkt der Zelle. Er enthält ein dichtes Gerüst, das besonders regelmässig unmittelbar unter der Membran angeordnet ist, gegen den in der Mitte, nur wenig excentrisch, gelegenen grossen Nucleolus einstrahlt und feine Nucleinkörner trägt, die sich in Umgebung des Nucleolus dichter anhäufen. Die Neurofibrillen (Fig. 647) stellt man am besten nach den BETHE'schen Methoden dar; an gewöhnlichen Präparaten sind sie als zarte Streifung zu erkennen. Sie sind wohl zumeist als Elementarfibrillen entwickelt, daher von sehr geringer, bei allen gleicher, Dicke; sie strahlen aus den Fortsätzen in den Zellkörper ein und treten hier in Austausch, so dass wahrscheinlich jeder Fortsatz Fibrillen aus allen übrigen Fortsätzen in sich sammelt. Bündel von Fibrillen sind auf längere Strecken zu verfolgen; zu Verschmelzungen von Fibrillen kommt es nicht, eine echte Gitterbildung liegt also nirgends vor. In den Fortsätzen verlaufen die Fibrillen längs und sind in gleichbleibender Stärke bis in die letzten feinsten Endverzweigungen zu verfolgen, aus denen sie (BETHE) direkt in die Endverzweigungen anderer Zellen übertreten sollen. Somit würden Endigungen der Nervenzellen im Marke (und Gehirn) vollständig fehlen und alle Fasern würden in ein Netz feinster Nervenzweige einstrahlen (Elementargitter). Indessen ist dieses Gitter nicht diffus in grösserer Ausdehnung zwischen den Zellterritorien entwickelt, sondern die Nervenzellen wahren auch in den Endverzweigungen ihre Selbständigkeit und treten nur mit bestimmten anderen Zellen in Ver-

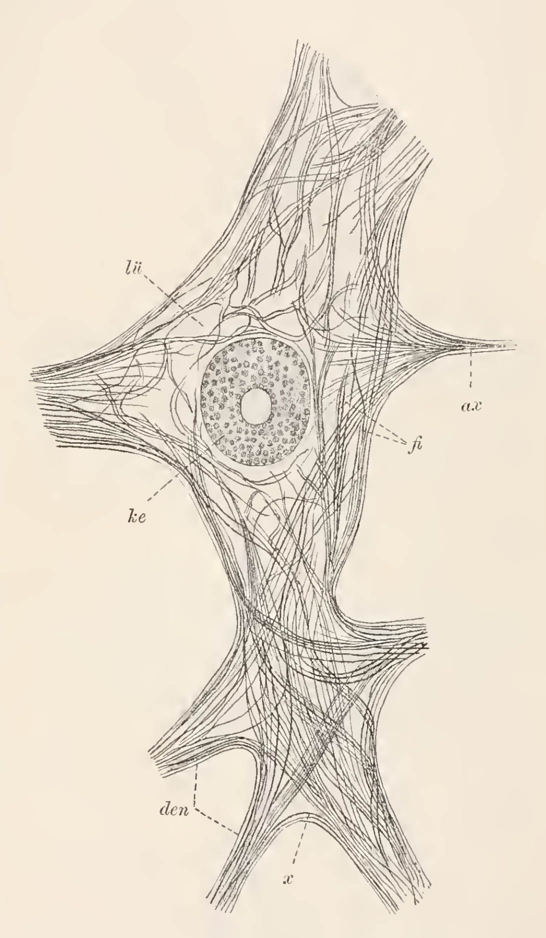


Fig. 647. *Homo*, Ventralhornzelle nach Lösung der Neurochondren. *fi* Neurofibrillen, *x* desgl., aus einem Dendrit (*den*) in einen anderen eintretend, *ax* Axon, *lü* Lücken an Stelle der Neurochondren, *ke* Kern. Nach BETHE.

bindung, wie es besonders von KRAUSE und PHILIPPSON, welche das Eementargitter nicht fanden, beschrieben wurde.

Ueber die Beschaffenheit der Elementarfibrillen giebt BETHE an, dass sie aus einem primär färbbaren Mantel und einer nur schwierig färbbaren Achse, der eigentlichen Fibrille, bestehen. Bei Degeneration geht zunächst der lösliche Mantel zu Grunde, wobei sich zeigt, dass er allein die Reizleitung besorgt, während die Achse als Träger dient. Vielleicht ist es auch allein der Mantel, welcher die Verbindung der Fibrillen zweier Zellen im Elementargitter bewirkt, während die Achsen, welche sich von den Fäden der Embryonalzellen ableiten, enden dürften (siehe auch im allg. Teil pag. 101 und 105 unten).

Die Neurochondren kommen in sehr verschiedener Grösse vor; indessen erweisen sich die grossen als aus kleineren zusammengesetzt. Sie färben sich mit Hämatoxylin, Toluoidin, überhaupt mit basischen Farbstoffen intensiv; Eisenhämatoxylin schwärzt sie. Vielfach drängen sie sich zu grösseren Schollen zusammen, die zwischen den Neurofibrillen liegen und, entsprechend deren Verlauf, parallel zur Oberfläche gestellte, langgestreckte Spindeln oder minder regelmässig umgrenzte Gebilde liefern. Sie kommen auch den Dendriten zu, sind hier besonders lang ausgezogen und verschwinden nach und nach bei zunehmender Verschmächtigung und Aufteilung der Fortsätze.

Von KOLSTER sind in Ventralhornzellen auch Diplochondren beschrieben worden, die innerhalb einer kleinen Sphäre liegen. Genauere Angaben über die Lagebeziehungen dieser kinetischen Centren zum Axonursprung wurden nicht gemacht.

Die Sarclymphe erscheint meist von feinen Granulationen erfüllt; hyaline Kanälchen, wie sie z. B. in den Spinalganglienzellen (siehe dort) leicht nachweisbar sind, fehlen den Markzellen meist vollständig. Die zarten Granulationen sind von den Neurochondren nicht scharf abzusondern und stellen daher wohl entweder Vorstufen oder Zerfallsprodukte derselben dar.

Im Axon fehlen körnige Einlagerungen ganz. Diese werden auch an der Ursprungsstelle des Axons im Zellkörper innerhalb eines ziemlich scharf begrenzten Bezirkes vermisst (Ursprungskegel); nur die Fibrillen und die Lymphe sind Zelle und Axon gemeinsam; doch erscheint die Lymphe im Axon (Perifibrillärsubstanz) etwas abweichend färbbar. Der Axon ist zunächst auffällig dünn, verdickt sich aber in einiger Entfernung von der Zelle beträchtlich, giebt hier eine oder zwei Lateralen (siehe unten) ab und umhüllt sich mit einer Myelinscheide, zu welcher sich ausserhalb des Marks die SCHWANN'sche Scheide zugesellt. Er verläuft durch die ventralen Wurzeln in einen Spinalnerven und gelangt zur Muskulatur, die er innerviert. An den Endverzweigungen verschwindet zuerst die Myelinscheide, dann die SCHWANN'sche Scheide (Fig. 70).

Auf die strukturelle Beschaffenheit der übrigen Nervenzellen wird hier nicht eingegangen; es sei nur erwähnt, dass die Masse des Chondroms bedeutenden Schwankungen unterworfen ist und bei geringer Menge desselben die Zelllymphe dominiert. Ueber die Faserverläufe siehe im folgenden Kapitel zum Schluss.

Nervenwurzeln und Nerven.

Sowohl die ventralen als auch die dorsalen Nervenwurzeln entspringen in mehrere Bündel aufgelöst aus dem Marke. Sie bestehen, abgesehen von der bindegewebigen Scheide, allein aus Nervenfasern und Hüllgewebe. Nahe der Ursprungsstelle am Marke sind auch Gliazellen zwischen den SCHWANN'schen Scheiden vorhanden, die aber weit vor dem Eintritt der Wurzeln in das Spinalganglion verschwinden. Ueber sie, wie über die Nervenfasern, ist nichts Besonderes der oben gegebenen Schilderung beizufügen; dagegen nimmt das Hüllgewebe sofort bei Beginn der Wurzel einen veränderten Charakter an, der hier genauer zu besprechen ist. In Umgebung des aus dem Mark austretenden Axons wird die erst zarte, gegen das Retikulum des Hüllgewebes nicht scharf gesonderte, Aussenscheide zu einer glatt begrenzten, dichten Lamelle (SCHWANN'sche Scheide), die man durch Heben und Senken des Tubus in Höhe oder Tiefe verfolgen kann. Die Scheiden liegen ziemlich dicht aneinander; die Lücken dazwischen sind von Bindegewebe (siehe bei Nerv) erfüllt. Die Kerne liegen den Scheiden aufs innigste an. Der Myelinraum (Fig. 648) hat an Dicke etwas zugenommen und lässt besser

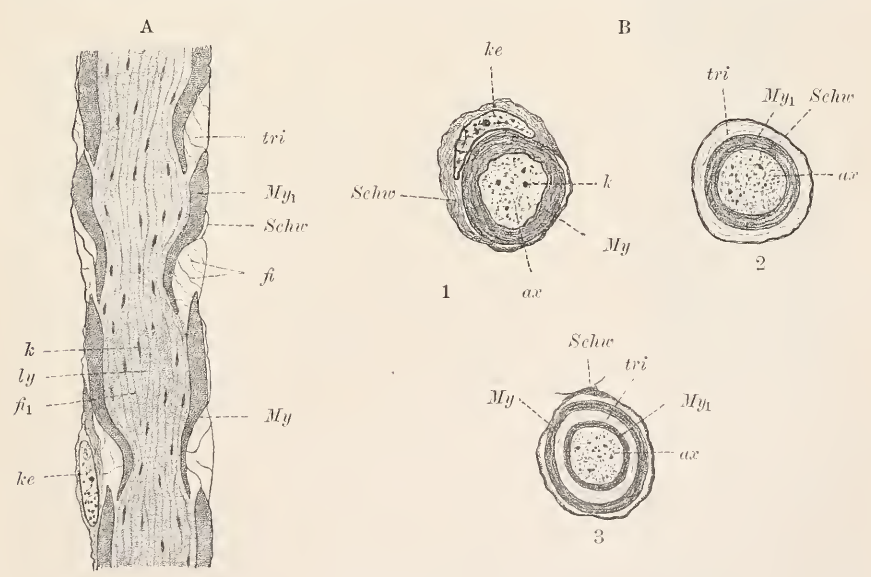
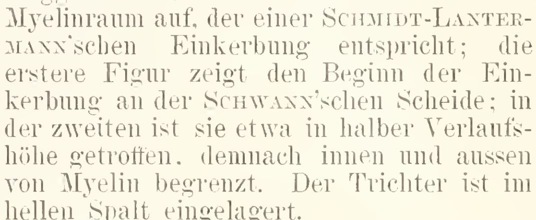


Fig. 648. *Lepus cuniculus*, Axone mit Scheiden aus Spinalnervenwurzeln, A längs, B quer, 1 zwischen zwei Trichtern, 2 Trichtergegend, 3 desgl., doch sind die Myelinräume zweier Segmente getroffen. *tri* Trichter, *fi* cirkuläre Fibrille desselben, *My* Myelinraum, My_1 Ende des Myelinraums eines Scheidensegments, *Schw* SCHWANN'sche Scheide, *ke* Kern derselben, *ax* Axon, fi_1 Neurofibrille, *k* körnige Anschwellung derselben, *ly* axonale Lymphe. Fixierung mit Osmiumsäure.

als im Marke ein stützendes Gerüst erkennen. Die Trichter entsprechen in Anordnung und Beschaffenheit völlig denen des Markes. Im übrigen Bereiche spannen sich zwischen Innenscheide und SCHWANN-scher Scheide zarte schrägziehende Lamellen (Trichter im kleinen) aus, deren spezieller Bau nicht genauer festzustellen ist. Bei Osmium-

konservierung erscheint der Myelinraum, ebenso wie im frischen Zustande, völlig homogen und auch von den Trichtern ist oft nichts zu sehen (Kölliker). Wo sie hervortreten, befinden sich dann schmale, schräggestellte spaltartige Lücken im Myelinraum, die als künstlich erweiterte Unterbrechungen des letzteren an den Trichtern aufzufassen sind. In jedem Spalt (Schmidt-Lantermann'sche Einkerbung) tritt die Spiralfibrille, allerdings etwas verzerrt, deutlich hervor. An Querschnitten erhält man über den Scheidenbau besonders klaren Aufschluss. Fig. 648 B 1 zeigt die Axonscheide in der Höhe eines Kerns quergetroffen; der Myelinraum ist ganz vom Myelin (über dieses siehe bei Amphibien) erfüllt. In Figg. 648 B 2, 3 tritt ein heller Streifen im



Myelinraum auf, der einer Schmidt-Lantermann'schen Einkerbung entspricht; die erstere Figur zeigt den Beginn der Einkerbung an der Schwann'schen Scheide; in der zweiten ist sie etwa in halber Verlaufshöhe getroffen, demnach innen und aussen von Myelin begrenzt. Der Trichter ist im hellen Spalt eingelagert.

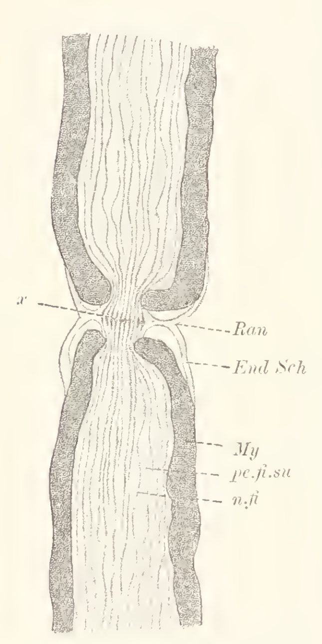


Fig. 649. *Rana esculenta*, Ranvier'sche Einschnürung einer myelinscheidigen Nervenfaser. Nach Bethe und Mönckeberg. *Ran* Ranvier'sche Einschnürung, *End.Sch* Endoneuralscheide (die parallele innere Linie ist die Schwann'sche Scheide). *My* Myelinraum, *n.fi* Neurofibrillen, *pe.fi.su* Perifibrillärsubstanz, *x* intersegmentale Platte.

Unterbrechungen des Myelinraumes, die auch am frischen und am Osmiummaterial nachweisbar sind, stellen die Ranvier'schen Einschnürungen (Fig. 649) vor. Hier ist auch die Schwann'sche Scheide unterbrochen; sie senkt sich in Form zweier, meist dicht aneinanderliegender, Diaphragmen gegen die Nervenfaser hin ein und bildet ein quergestelltes Septum, das sich an der Faser wieder in seine zwei Blätter teilen kann, die ein kurzes Stück auf der Faseroberfläche sich fortsetzen und dann scharf abgeschnitten, sehr kurzen Trichtern vergleichbar, enden. Jedes Diaphragma enthält eine spiral verlaufende Fibrille, ganz wie die eigentlichen Trichter.

Der Axon verschmächtigt sich dicht vor und hinter einem Schnürring, wie die Ranvier'schen Einschnürungen am besten zu bezeichnen sind, um am Ring selbst wieder leicht spindelig anzuschwellen. Nach Mönckeberg und Bethe erscheinen die Neurofibrillen am Schnürring in noch nicht völlig genau aufgeklärter Weise in ihrer Lage, durch eine zarte quergestellte Scheidewand (?), die sie durchsetzen, fixiert. Die Perifibrillärsubstanz ist an diesem Septum völlig unterbrochen.

Durch die Schnürringe wird die Axonscheide in Segmente zerlegt, deren jedes einen Kern aufweist und daher von manchen Autoren (z. B. Ranvier) als zu einer einzigen Zelle gehörig aufgefasst wird. Bei niederen Vertebraten, z. B. bei Fischen, kommen indessen auf ein Segment mehrere Kerne. Die Segmente sind bei den Säugern ziemlich kurz, beim Frosch dagegen von ansehnlicher Länge.

Nerven. An den spinalen Nerven unterscheidet man aussen eine dicke umhüllende Bindegewebslage, die als Epineurium bezeichnet wird und Fettzellgruppen umschliesst; ferner verschieden umfangreiche Bündel von myelinscheidigen Nervenfasern, die von besonderen konzentrisch geordneten faserigen Bindegewebslamellen (Perineurium) umscheidet werden. Auch in die Bündel selbst dringt Bindegewebe ein und bildet das sog. Endoneurium. Dieses besteht aus dünnen septenartigen Lamellen und aus zarten, fibrillär struierten, bei vielen Vertebraten homogenen, Nervenfaserscheiden, die nach Retzius als Endoneuralscheiden (früher Fibrillenscheiden, oft fälschlich auch Henle'sche Scheiden genannt) zu bezeichnen sind. Epi- und Perineurium enthalten reichlich elastische Netze; dem Endoneurium fehlen sie fast ganz. Das Epineurium enthält ferner Blutgefässe, von welchen aus Kapillaren in Peri- und Endoneurium eindringen. Lymphbahnen finden sich überall, auch im Umkreis jeder Endoneuralscheide, als feine Spalten. Dem Fasergewebe sind platte Bindezellen eingelagert, die sich zu zarten Membranen anordnen und schmale, dunkel färbbare, Kerne enthalten. Hervorgehoben sei, dass die Endoneuralscheide an den Ranvier'schen Einschnürungen der Axonscheiden keine Unterbrechung erfährt, sich nur entsprechend der Einschnürung leicht verengt.

Die Nervenfasern, sowie deren Hüllgewebsscheiden, zeigen nichts Abweichendes gegenüber dem Verhalten in den Nervenwurzeln (siehe dort).

Nervenfaserverläufe. Nach ihrer funktionellen Bedeutung haben wir im Rückenmark zwei Arten von Nervenbahnen zu unterscheiden: 1. motorische Bahnen (Fig. 650), die von Zellen der Ventralhörner ihren Ausgang nehmen und zur Muskulatur des Körperstammes verlaufen; 2. sensorische Bahnen, die von Zellen innerhalb und ausserhalb des Markes ausgehen und auf die motorischen Zellen einwirken. Die motorischen Zellen liegen auf Längsschnitten des Markes in longitudinalen Säulen, denen die Gruppen des Querschnittes entsprechen, angeordnet; man darf annehmen, dass sie innerhalb der Säulen sich in segmentale, wenn auch nicht scharf begrenzte, Glieder sondern, von denen jedes die zugehörigen Axone durch eine entsprechend gelegene ventrale Wurzel nach aussen schickt (segmentale motorische Nervenzellkerne, Kölliker). Viel komplizierter liegen die Verhältnisse der sensorischen Bahnen. Hier sind 4 Untertypen zu unterscheiden. Zunächst in Betracht kommen sensorische Fasern erster Ordnung (sensible Fasern), deren Zellen in den Spinalganglien gelegen sind, die durch die dorsalen Wurzeln in das Mark eintreten und hier nach **T** förmiger Teilung (Ranvier) entweder direkt in die graue Substanz eindringen und sich in Terminalen auflösen oder vorher noch in den Dorsalsträngen durch eine verschiedene Anzahl Segmente hindurch vor- oder rückwärts, manche bis in die Medulla oblongata, verlaufen und während des Verlaufs nur feine Lateralen in die graue Substanz abgeben. Diese sensiblen Terminalen und Lateralen bilden insgesamt das distale, effektorische Verzweigungsgebiet der Spinalganglienzellen; sie suchen die proximalen, receptorischen Verzweigungsgebiete der Markzellen auf und begeben sich zum Teil direkt zu den motorischen Zellen, um diese zu innervieren. Eine Anzahl dringt auch durch die dorsale Kommissur in die andere Markhälfte ein. — Den

zweiten Typus stellen sensorische Fasern zweiter bis n-ter Ordnung (Schaltfasern) vor, deren Zellen im Marke selbst gelegen sind. Zum Teil sind diese Bahnen durchaus an die graue Sub-

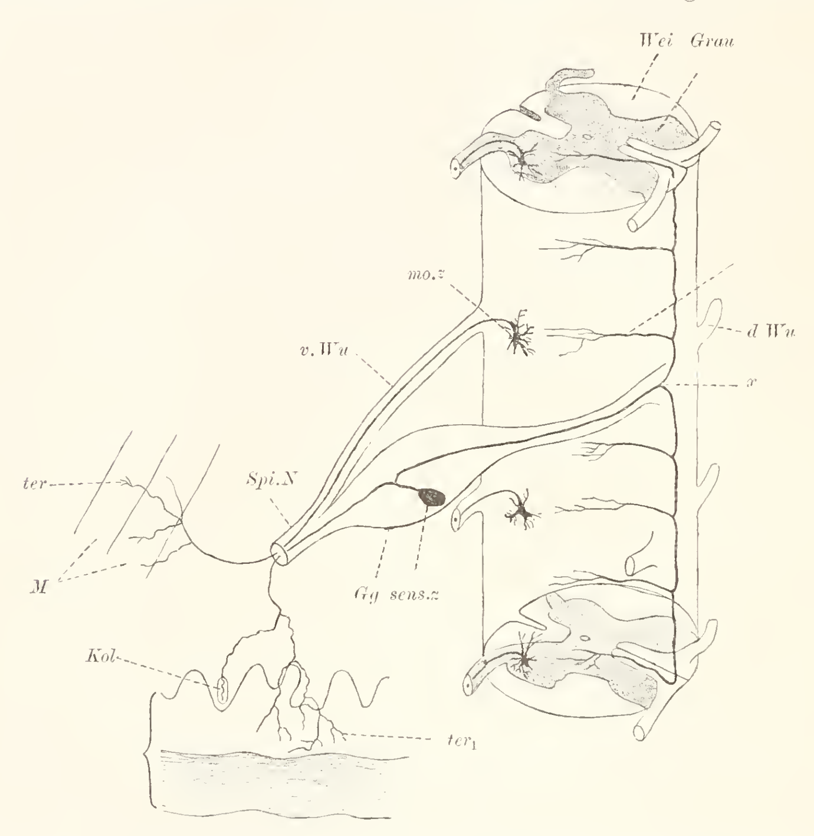


Fig. 650. Schema des Verlaufs der zum Rückenmark in Beziehung stehenden Nervenfasern, nach LENHOSSEK. *Wei*, *Grau* weisse, graue Substanz, *d.*, *v.Wu* dorsale, ventrale Wurzel, *Gg* Spinalganglion, *Spi.N* Spinalnerv, *mo.z* motorische Zelle, *ter* Terminalen derselben an Muskelfasern (*M*), *sens.z* sensible Zelle, ter_1, *Kol* receptorische Terminalen im Epiderm und Tastkolben. *x* T förmige Teilung des sensiblen Axons, *lt* Laterale desselben.

stanz gebunden (Zellen der Dorsalhörner nach dem GOLGI'schen Typus), zum Teil treten die Axone der in der grauen Substanz gelegenen Zellen in die Ventral- und Seitenstränge, nur zum geringen Teil auch in die Dorsalstränge, (Strangzellen) ein und verlaufen hier bis in andere Segmente, manche auch bis in die Medulla oblongata oder bis in's Kleinhirn, begeben sich dabei zum Teil auch durch die Kommissuren in die andere Markhälfte (Kommissurenzellen), und finden schliesslich ihr distales Verzweigungsgebiet wieder in der grauen Substanz. Je nachdem ihre Endverzweigungen direkt auf die motorischen Zellen einwirken oder indirekt erst wieder durch Vermittlung anderer Strang- und Kommissurenzellen, ergeben sich Bahnen zweiter bis n-ter Ordnung. Während ihres Verlaufes geben sie reichlich Lateralen ab, die in der weissen Substanz verbleiben oder in die graue Substanz eindringen. —

Als dritte Unterabteilung sind sensorische Bahnen hoher Ordnung anzuführen, deren Zellen in der Grosshirnrinde ihren Sitz haben (Pyramidenbahnen); als vierte gleichfalls sensorische Bahnen hoher Ordnung, die aus den Oliven des verlängerten Markes, indirekt aus dem Kleinhirn, stammen (absteigende Kleinhirnbahnen). Durch erstere werden die willkürlichen Bewegungen ausgelöst; letztere bedingen ein koordiniertes Funktionieren der Muskeln beider Segmenthälften oder auch mehrerer Segmente zugleich. Die Pyramidenbahnen verlaufen nur in lateralen Bündeln in jeder Markhälfte; beim Menschen giebt es auch ventrale Bündel. Die Kleinhirnbahnen verlaufen in den Seitensträngen. — Zum Schluss sind noch sensorische Bahnen zu erwähnen, die von den motorischen Zellen entspringen. Diese enthalten sensorische Fibrillen, die vom Axon, noch ehe er das Mark verlässt, als sog. rücklaufende Lateralen abgehen und zur Innervierung anderer motorischer Zellen Verwendung finden.

Die Innervierung der Nervenzellen durch die sensiblen und sensorischen Lateralen und Terminalen erfolgt durch Vermittlung der Dendriten, die sich in der grauen Substanz ausbreiten, durch die ventrale Kommissur auch in die andere Markhälfte eindringen und in grosser Zahl sich auch in die weisse Substanz einsenken. Die Lateralen und Terminalen treten an die Dendriten unter Bildung der Elementargitter (Bethe) heran; sie umspinnen aber auch in äusserst inniger Weise, korbartig, die Nervenzellen selbst. Auch die Dendriten legen sich zum Teil, wenn auch nicht so innig, an die Nervenzellen selbst an (Krause und Philippson).

Hervorgehoben sei schliesslich noch, dass viele Axone sich in zwei oder drei Aeste mit differenter Verlaufsrichtung spalten.

Spinalganglien.

Die Spinalganglien sind ellipsoide Körper, welche, abgesehen vom Bindegewebe, aus Nervenzellen, Nervenfasern und Hüllgewebe bestehen. Beide Nervenwurzeln, welche eine beträchtliche Länge haben, treten von der dorsalen Seite her an ein Ganglion heran; doch nur die Fasern der dorsalen Wurzel dringen in dasselbe ein, während die ventrale Wurzel an der Innenfläche nach abwärts zieht und am Ganglionende sich mit den aus dem Ganglion austretenden Fasern zum Spinalnerven vereinigt. Dieser ist ein sog. gemischter Nerv, der von receptorischen und motorischen Fasern gebildet wird. Die Nervenzellen liegen vornehmlich in der Aussenhälfte des Ganglions, zum Teil aber auch medial, zwischen die hier überwiegenden Nervenfasern in Bündeln und Reihen eingelagert. Jede Nervenzelle besitzt eine dünne, von ziemlich viel Hüllzellen gebildete, Kapsel, die sich direkt in die Schwann'sche Scheide des zugehörigen Axons fortsetzt. Ferner findet sich zwischen den Kapseln ein spärlich entwickeltes, lockerfaseriges, sog. interstitielles Bindegewebe mit eingelagerten Gefässen, deren Kapillaren die Kapseln eng umspinnen; es hängt direkt mit der bindigen Hülle des Ganglions, die in das Perineurium des Nerven übergeht, zusammen.

Die typischen sensiblen Nervenzellen der Spinalganglien (Hauptzellen) sind annähernd kuglige Gebilde mit beinahe durchwegs nur einem Fortsatz, der sehr unscheinbar an der Zelle, in einer leichten

Austiefung derselben, entspringt und sich dicht an der Zelle, aber ausserhalb der Kapsel, zunächst in zahlreiche verschlungene Windungen (Knäuel, RETZIUS) legt. Die Kapsel der Zelle setzt sich in die Axonscheide, die auf dem Knäuelstück bis 7 RANVIER'sche Einschnürungen (DOGIEL) zeigen kann, fort; ein Myelinraum ist in der Scheide vorhanden. An den Einschnürungen entspringen feine Seitenzweige, die vielleicht zuleitender Natur sind (LENHOSSEK). Später nimmt der Fortsatz gestreckten Verlauf an und teilt sich in 2, gelegentlich auch 3, Aeste, deren einer sich in den Spinalnerven, deren anderer (oder 2), meist schwächerer, sich in die dorsale Wurzel fortsetzt. Auch diese Aeste können sich wieder spalten und ausserdem dünne Zweige fraglicher Natur abgeben (SPIRLAS-SCLAVUNOS). Sie sind beide als myelinscheidige Axone entwickelt; doch repräsentiert der im Spinalnerven verlaufende Ast einen zuleitenden Fortsatz (receptorischer Axon), der von der Peripherie kommt. Das Stück, welches von der Zelle bis zur Gabelungsstelle verläuft, ist als gemischter Fortsatz zu bezeichnen, in welchem zu- und ableitende Fibrillen gesondert verlaufen, um erst in der Zelle, nach Auflockerung des Zusammenhaltes, ineinander überzugehen.

Der rundliche Kern liegt central in der Zelle. Er enthält neben einem grossen meist mehrere kleine Nucleolen, die sich mit Thionin reiner blau färben als das feinkörnige Nucleom.

Das Sarc enthält in einer hellen Zwischensubstanz die Neurofibrillen, ferner, mehr oder weniger reichlich, färbbare Neurochondren in wechselnder Verteilung. Manchmal färbt sich das Sarc in toto ziemlich intensiv, ohne dass deutliche Körner unterscheidbar sind. Der extrem entgegengesetzte Fall ist, dass im hellen Sarc grosse unregelmässig gestaltete Klumpen stark färbbarer Körner verteilt liegen. Die Schollen sind nicht spindelig oder einfach länglich wie in den Markzellen, sondern erscheinen meist langgestreckt und vielfach gekrümmt, nehmen daher oft das Aussehen dicker gewundener Fäden an; in anderen Fällen ist ihre Form ganz unregelmässig. Sie werden gebildet von kleinen Körnern, die auch lose verstreut das Sarc durchsetzen. Wieder andere Zellen zeigen die Körner oder Schollen lokalisiert in einer oder auch zwei zur Peripherie konzentrisch geordneten Schichten, die entweder nahe am Kern oder nahe an der Oberfläche gelegen sind. Uebergänge zwischen allen diesen Verteilungsweisen kommen vor.

In der Zwischensubstanz erkennt man helle dünne Kanälchen von gewundenem mannigfaltigem Verlaufe, welche lokal nach aussen ausmünden (HOLMGREN). An den Kanälchen wird durch Eosinfärbung eine eigene zarte, wohl körnige, Wandung deutlich, deren Bedeutung fraglich bleibt (siehe im allg. Teil bei Nervenzelle weiteres). Die Körner färben sich mit Toluoidin und Hämatoxylin blau, dagegen nicht mit Eosin. Die Kanälchen sind wohl identisch mit dem von GOLGI mittelst der Silberimprägnierung aufgefundenen „apparato reticolare“, dessen Ausbildung eine mannigfaltige ist und der in den meisten Nervenzellen vorkommen dürfte. Genauere vergleichende Untersuchungen erscheinen notwendig.

Es giebt auch kleinere Hauptzellen, deren gemischter Fortsatz einer Myelinscheide entbehrt, keinen Knäuel bildet und keine Zweige abgiebt (DOGIEL). Schliesslich kommen auch bipolare Hauptzellen (Zellen ohne gemischten Fortsatz) vereinzelt vor. Sie repräsentieren

die embryonale Ausbildungsweise der Hauptzellen, welche zunächst alle bipolar gestaltet sind.

Neben den geschilderten Hauptzellen, die für die Spinalganglien und für die entsprechenden Ganglien der sensiblen Hirnnerven, charakteristisch sind, findet sich noch eine zweite Art von Nervenzellen vor, die als sensible Bahnen zweiter Ordnung eine Reizübertragung zwischen den einzelnen Hauptzellen vermitteln (Schaltzellen des Ganglions). Es sind in geringer Zahl vorhandene, unipolare runde Zellen, deren Fortsatz sich von der ersten Ranvier'schen Einschnürung an fortschreitend vielfach teilt und mit seinen Endverzweigungen um eine grössere Zahl von Hauptzellen doppelte Geflechte bildet, nämlich perikapsuläre (Dogiel), in denen die Fasern noch eine Myelinscheide besitzen, und pericelluläre (Ehrlich), die von den nackten Faserenden gebildet werden. Erstere Geflechte erscheinen als knäuelartige Aufwindungen der Fasern im Umkreis der Kapseln mit wenigen dichotomen Teilungen; die letzteren sind dagegen Endaufzweigungen mit varicösen Faserenden (Dogiel, Cajal, Retzius).

Die Bedeutung der Endgeflechte in Umgebung der Hauptzellen ist noch nicht genügend aufgeklärt. Sie dürften sowohl eine Reizabgabe an die Hauptzellen, wie auch eine Reizaufnahme von diesen, vermitteln und wären dann in zuleitende und ableitende Endgeflechte und demnach auch die zugehörigen Faseräste in receptorische und sensorische einzuteilen. Zur Zeit ist eine Unterscheidung dieser möglichen zwei Arten auf Grund morphologischer Verschiedenheiten nicht durchzuführen; immerhin sprechen für ihre Anwesenheit Beobachtungen einfacherer, pfotenförmiger Faserendigungen an den Hauptzellen, die neben den geschilderten Geflechten vorkommen können (Kamkoff).

Gleichfalls als Schaltzellen dürften in sehr geringer Zahl vorkommende multipolare Zellen (Disse) aufzufassen sein, unter deren sechs bis zwölf Fortsätzen einige als receptorische, andere als sensorische gedeutet werden. Die letzteren umhüllen sich mit Myelinscheiden und enden frei nach kurzem Verlaufe im Ganglion.

Eine weitere Art sensorischer Bahnen stammen von Zellen der sympathischen Ganglien. Es sind Nervenfasern, die zum Teil eine Myelinscheide besitzen, und entweder in perikapsuläre und pericelluläre Geflechte an den Schalt- und wohl auch an den Hauptzellen auslaufen, oder den Anfangsknäuel des gemischten Fortsatzes letzterer (in den sensiblen Hirnganglien) mit nackten Endigungen umspinnen (periglomeruläre Geflechte, Cajal und Olóriz), oder auch zu den Blutgefässen sich begeben und an diesen sich aufzweigen. Von welchen Bahnen die von Retzius abgebildeten Endverzweigungen an den sensiblen Nervenfasern erster Ordnung stammen, bleibt fraglich.

Noch unaufgeklärt bleibt die enorme Differenz zwischen der Zahl der Nervenzellen im Spinalganglion und der Zahl der Nervenfasern in den dorsalen Wurzeln (Gaule). Wenn auch die Fortsätze der Schaltzellen das Ganglion nicht verlassen, so ist die Zahl dieser Zellen doch viel zu gering, um verständlich zu machen, dass jeder Wurzelfaser 6—7 Nervenzellen des Ganglions gegenüberstehen. Ferner zeigen die Spinalnerven weit mehr Nervenfasern, als in beiden Wurzeln zusammen vorkommen; die Differenz wird durch den Zutritt sympathischer Fasern durch den Spinalnerven zum Ganglion nicht aufgeklärt.

Noch sei erwähnt, dass durchlaufende Nervenfasern in den Spinalganglien der Säuger bis jetzt nicht nachgewiesen wurden. Sie werden ebenfalls vermisst bei Reptilien und Amphibien, kommen aber den Vögeln zu (Lenhossek, Cajal). Sie stammen hier von Ventralhornzellen des Markes und dürften sich in die sympathischen Ganglien begeben, um deren Nervenzellen zu umspinnen (Kölliker). Physiologische Experimente legen allerdings die allgemeine Verbreitung durchlaufender Fasern nahe.

Schnecke (Cochlea) (*Cavia cobaya* Schreb.).

Betrachtet wird die Schnecke des Meerschweinchens (Fig. 651). Zunächst ist zu unterscheiden zwischen der häutigen und der knöchernen Schnecke. Erstere stellt eine epitheliale, vom Epi-

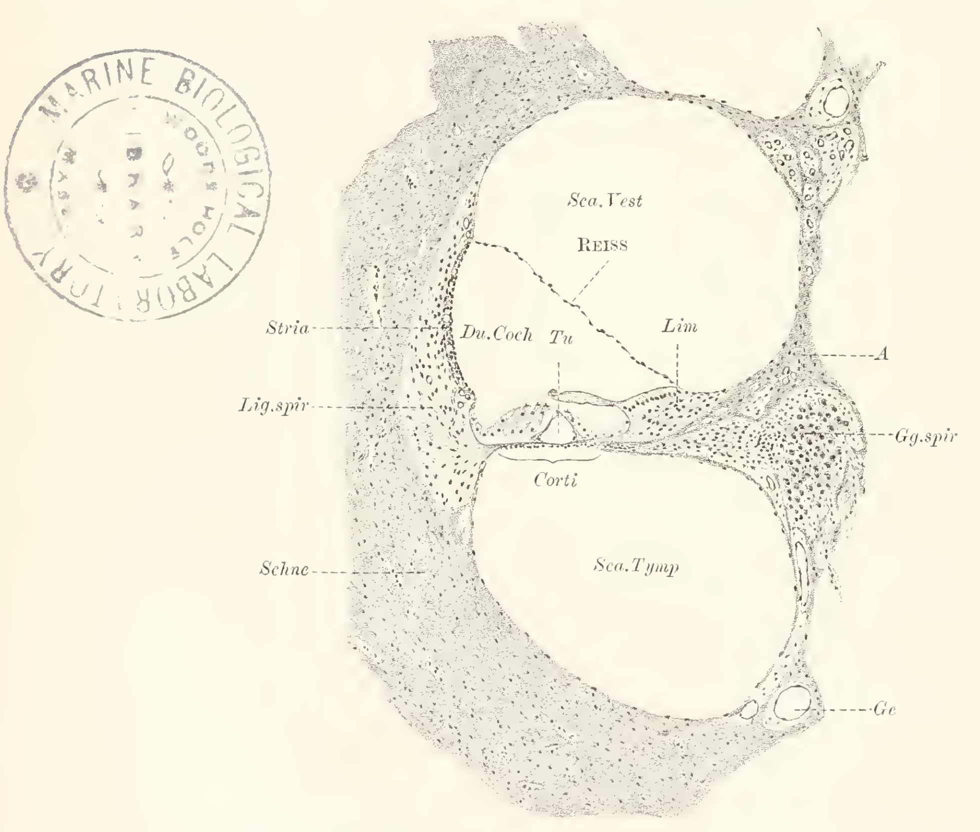


Fig. 651. *Cavia cobaya*, Schnecke, ein Umgang quer. *Sca.Vest* und *Tymp* Scala Vestibuli und Tympani, *Du.Coch* Ductus cochlearis (häutige Schnecke), *Corti* Corti-sches Organ, *Stria* Stria vascularis, Reiss Membrana Reissneri, *Gg.spir* Ganglion spirale, *Schne* knöcherne Schnecke, *A* Achse derselben, *Ge* Gefäss, *Lig.spir* Ligamentum spirale, *Lim* Limbus spiralis, *Tu* Tunnel.

derm stammende, Röhre vor, deren Wand einseitig das Hörorgan (Corti'sches Organ) enthält; letztere ist eine weitere knöcherne Röhre, die in das Schläfenbein bei *Cavia* ziemlich lose eingefügt

und in der die häutige Schnecke in eigentümlicher Weise eingespannt ist. Beide Röhren verlaufen spiral, in vier Windungen um eine Achse sich drehend, welche von der Innenwand der knöcheren Schnecke selbst gebildet wird und der das langgestreckte Ganglion des Nervus cochlearis (Ganglion spirale) eingelagert ist. Die knöcherne Schnecke ist ein Teil des knöchernen Labyrinthes und schliesst sich in breiter Fortsetzung an den Vorhofraum an; sie wird innen vom Periost ausgekleidet. Die häutige Schnecke ist ein Teil des häutigen Labyrinthes und steht mit dem Sacculus durch den Canalis reuniens in Zusammenhang.

Zur Orientierung sei folgendes bemerkt. Man kann an der Schnecke eine Basis und eine Spitze (Apex) unterscheiden und demnach von basalen und apikalen Flächen der einzelnen Organteile reden. Die Aussenfläche der Schnecke wird hier immer als laterale, die innere, welche sich im Umkreis der knöchernen Achse des Organs befindet, als axiale oder mediale Fläche bezeichnet.

Die knöcherne Schnecke zeigt längs der Mitte ihrer axialen Fläche einen scharfen, weit vorragenden, Vorsprung (Lamina spiralis ossea), von welchem aus sich eine dünne bindige, sog. Basilarlamelle bis zur Mitte der lateralen Wand spannt. Die Lamina ossea und die Basilarlamelle teilen den Hohlraum der knöchernen Schnecke in zwei Hälften: eine basalwärts gewendete, die am Vorhof abschliesst und hier das blinde Ende gegen die Paukenhöhle und das in der knöchernen Labyrinthwand befindliche runde Fenster richtet (Scala tympani), und eine apikalwärts gewendete, die frei in den weiten Vorhofsraum einmündet (Scala vestibuli). Beide Skalen gehen am Apex der Schnecke ineinander über. Wo die Basilarlamelle an die laterale Wand der knöchernen Schnecke herantritt, ist das Periost in breiter Fläche verdickt (Ligamentum spirale); ebenso bildet es auf der Lamina ossea eine vestibulare Verdickung (Limbus spiralis). In der Lamina ossea selbst verlaufen die zum Corti'schen Organ sich begebenden Zweige des Nervus cochlearis. Am vestibularen Teil des Ligamentum spirale ist die laterale Fläche, am Limbus spiralis die axiale oder mediale Fläche der häutigen Schnecke in bemerkenswerter Weise befestigt. Die basale oder tympanale Wand der häutigen Schnecke, welche das Corti'sche Organ enthält, liegt der Basilarlamelle auf; die apikale oder vestibulare Wand (Membrana Reissneri) verläuft frei und in schräger Richtung vom apikalen Rand des Ligamentum spirale zum axialen Rand des Limbus spiralis und wird nur von einer sehr dünnen Endothelschicht einer Fortsetzung des Periostes, überzogen. Auf dem Querschnitt zeigt somit die häutige Schnecke die Form eines Dreiecks, da die schmale axiale Fläche, die am Limbus spiralis befestigt ist, fast in gleiche Ebene mit der tympanalen Fläche zu liegen kommt. An letzterer unterscheidet man axial und lateral vom Corti'schen Organe, welches in der Mitte gelegen ist, gegen den Limbus und gegen das Ligament hin, zwei Ausbuchtungen des cochlearen Raumes, den Sulcus spiralis internus und externus. Sowohl in der häutigen Schnecke, wie auch im Tympanal- und Vestibularraum der knöchernen Schnecke, befindet sich Lymphe, die im ersteren Organ als Endolymphe, in den letzteren Räumen als Perilymphe, bezeichnet wird.

Im folgenden kommen die verschiedenen Wände der häutigen Schnecke zu eingehender Besprechung.

Vestibulare (apikale) Wand. Die vestibulare Fläche der häutigen Schnecke besteht aus einer flachen Schicht polygonaler Zellen. Sie ruhen einer sehr dünnen, fast homogenen, nur undeutlich faserigen, Grenzlamelle auf, die gegen die Skala vestibuli hin noch ein äusserst zartes Endothel umfangreicher, wenig regelmässig begrenzter, Zellen trägt. Die Kerne des Epithels sowohl, wie die des Endothels, sind gleichfalls stark abgeplattet und färben sich dunkel. An den seitlichen Grenzen der Reissner'schen Membran gehen Lamelle und Endothel ins Periost über.

Laterale Wand. Das Epithel der lateralen Schneckenwand ist mit dem Ligamentum spirale in der sog. Stria vascularis dadurch äusserst innig verbunden, dass Blutkapillaren des Ligaments zwischen die embryonal cylindrischen Epithelzellen vordringen. Die Stria beginnt apikalwärts an der Reissner'schen Membran und endet basalwärts eine Strecke oberhalb der Basilarlamelle; die Grenze ist hier durch einen niedrigen First (Crista ligamenti spiralis), an welchen der Sulcus externus anstösst, gekennzeichnet.

Von der Oberfläche gesehen zeigen die Epithelzellen polygonale Begrenzung; die basalen Flächen ruhen gleichfalls in ziemlich glatter Linie dem strafffaserigen Bindegewebe auf; nur die seitlichen Zellflächen erscheinen durch die Blutkapillaren ausgetieft und verzerrt. Im Sarc liegen viele dunkle glänzende Körnchen von eckigen Konturen; die Kerne sind mässig reich an Nucleom, das vor allem an der Membran sich anhäuft. Die Blutkapillaren stammen aus dem Ligamentum und sind dicht angepfropft mit roten Blutkörperchen. Sie verlaufen nackt im Epithel bis an dessen oberflächliche Grenzschicht; das faserige Ligamentgewebe schliesst ziemlich scharf gegen die Stria hin ab, welche daher auch leicht von ihm abgehoben werden kann. Neben dicht verflochtenen Bindefasern und Blutkapillaren zeigt das Ligament noch reich verästelte Bindezellen.

Axiale (mediale) Wand. Am Limbus spiralis schiebt sich die Bindesubstanz selbst in Gestalt von schmalen Leisten (Zahnleisten), welche transversal (radial) verlaufen, zwischen die hier hohen, basal leicht kolbig geschwellten, Epithelzellen. Der Limbus besteht aus sehr dichtem faserigem Bindegewebe von einigem Glanze, dessen Fasern in die Basilarlamelle einstrahlen. Blutkapillaren liegen hier nur in spärlicher Zahl und stehen in keiner Beziehung zum Epithel; zwischen den Fasern finden sich zahlreiche verzweigte Bindegewebszellen. Gegen die Reissner'sche Membran hin verstreichen die Zahnleisten allmählich und lösen sich in niedrige Wülste oder Hügel auf; gegen den Sulcus spiralis internus hin nehmen sie an Höhe zu und enden mit scharf vorspringender Kante (Labium). Zwischen den Leisten, welche sich dichotom spalten können und eine faserige Struktur aufweisen, erscheinen die Epithelzellen reihenweise (Fig. 652) in die Tiefe eingesenkt. Ihre oberflächliche Partie übergreift die Zähne als dünne deckende Platte, in welcher die fast viereckigen Zellgrenzen gut unterscheidbar sind.

Gegen das Labium hin werden die Zellen, entsprechend der Höhenzunahme der Zähne, immer länger und, während die distale Epithelgrenze hier weit über das Epithel des Sulcus vorspringt, geht die basale Grenze unmerklich in die des Sulcusepithels über. Auch an der hohlkehlartig eingebuchteten, dem Sulcus zugewendeten, Absturzfläche des Limbus sind die hier endenden Zahnleisten von einer

dünnen deckenden Sarcschicht der Epithelzellen überkleidet, in der polygonale Zellgrenzen durch Silberbehandlung sichtbar gemacht werden können. Die Kerne liegen überall basal zwischen den Zahnleisten.

Von der Oberfläche der Epithelzellen des Limbus spiralis entspringt die sog. Membrana tectoria (Fig. 653), eine feinfibrilläre Platte, welche sich über den Sulcus internus und das Corti'sche Organ, bis zur äussersten Hörzellreihe, hinweglegt, und die Hörstiftchen der Sinneszellen direkt berührt. Sie ist am Limbus selbst dünn, nimmt aber vom Labium aus an Dicke zu, schwillt beträchtlich an und läuft über dem Corti'schen Organ, sich wieder verdünnend, in einen glänzenden Randsaum aus, der sich apikalwärts leicht umschlägt. Die Fibrillen ziehen in der Membran vom Limbus aus gegen den glänzenden freien Rand hin, wo sie nicht weiter zu verfolgen sind. Man hat noch auf der Oberfläche der Membran, vom freien Rand gegen den Limbus hin schräg verlaufende und bald endende, glänzende Fibrillen beobachtet (Löwenberg'sches Fadennetz), die vielleicht mit den Membranfibrillen zusammenhängen (Endabschnitte derselben?). Die Fibrillen werden durch eine spärliche Kittsubstanz zusammengehalten.

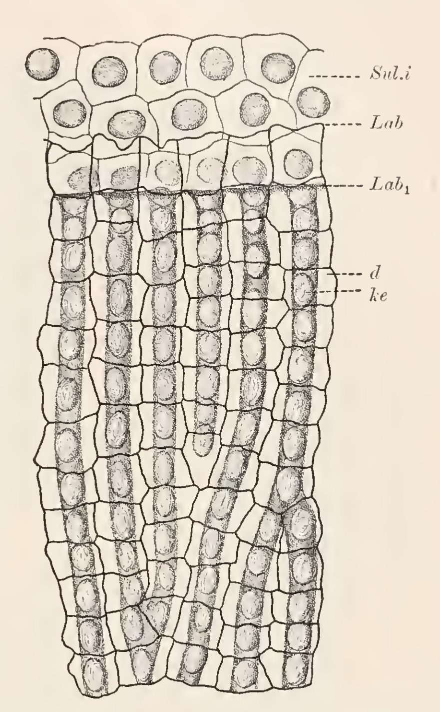


Fig. 652. Partie aus der Gehörschnecke, Epithel des Sulcus internus und des Limbus spiralis, von der Fläche gesehen. *Sul.i* Zellen des Sulcus, *d* deckende Teile der Limbuszellen, am Labium (*Lab*) endend, *ke* kernhaltige, aufrechte Teile derselben, ebenfalls am Labium (Lab_1) endend (reihenförmige Anordnung zwischen den Zahnleisten). Nach Retzius.

Die Membrana tectoria entsteht embryonal (Rickenbacher u. a.) vom Epithel des Limbus, des Sulcus internus und der Papille aus und hebt sich von beiden letzteren Regionen erst sekundär ab. Dabei erscheint der von der Papille stammende Anteil von etwas abweichender Beschaffenheit, wahrt auch lange Zusammenhang mit den Hörzellen und wird zum Randsaum der Membran. Diese selbst repräsentiert also eine Cuticula, deren radiale Fibrillen als sekundäre Verdichtungen aufzufassen sind.

Tympanale (basale) Wand. Die tympanale Wand der häutigen Schnecke besteht aus dem Epithel des Sulcus internus, des Corti'schen Organes (Papilla acustica) und des Sulcus externus. Sie wird von der faserigen Basilarlamelle getragen, welche unter dem Sulcus externus und unter der äusseren Hälfte des Corti'schen Organes dünn ist (eigentliche Basilarlamelle), axialwärts aber sich verdickt und in den hohen Limbus spiralis übergeht. Am axialen Rande der Papille wird sie von Nervenfasern durchbrochen (Zona

perforata), die aus der Lamina ossea kommen und zu den Hörzellen verlaufen. Die tympanale Fläche der Basilarlamelle trägt einen dünnen periostalen Ueberzug, welcher auch die übrigen Flächen

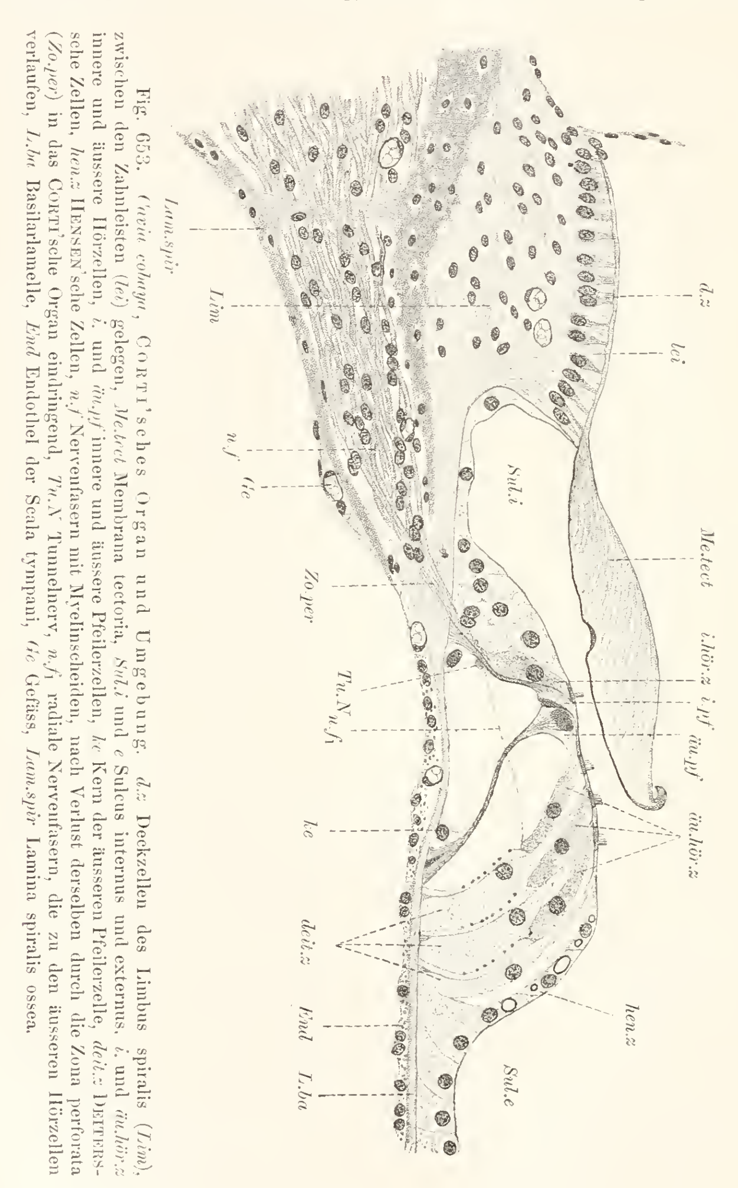


Fig. 653. *Cavia cobaya*, CORTI'sches Organ und Umgebung. *d.z* Deckzellen des Limbus spiralis (*Lim*), zwischen den Zahnleisten (*lei*) gelegen, *Me.tect* Membrana tectoria, *Sul.i* und *e* Sulcus internus und externus, *i.* und *äu.hör.z* innere und äussere Hörzellen, *i.* und *äu.pf* innere und äussere Pfeilerzellen, *ke* Kern der äusseren Pfeilerzelle, *deit.z* DEITERS-sche Zellen, *hen.z* HENSEN'sche Zellen, *n.f* Nervenfasern mit Myelinscheiden, nach Verlust derselben durch die Zona perforata (*Zo.per*) in das CORTI'sche Organ eindringend, *Tu.N* Tunnelnerv, *n.fi* radiale Nervenfasern, die zu den äusseren Hörzellen verlaufen, *L.ba* Basilarlamelle, *End* Endothel der Scala tympani, *Ge* Gefäss, *Lam.spir* Lamina spiralis ossea.

der Scala tympani als dünne gefässführende Haut überzieht und nur im Ligamentum grössere Mächtigkeit gewinnt.

Die Basilarlamelle ist im Bereiche des Tunnels und der lateralen Pfeilerfüsse einschichtig und die quer (radial) verlaufenden Bindefasern treten wenig deutlich in ihr hervor. Lateralwärts von den lateralen Pfeilerfüssen wird sie zweischichtig. Die untere Schicht

besteht aus dünn cylindrischen, stark lichtbrechenden, Fasern von geraden Konturen, welche immer unverzweigt, parallel nebeneinander, in transversaler Richtung zum Ligamentum hin verlaufen. Diese Fasern sind straff angespannt und, wie es scheint, für den Hörvorgang von grosser Bedeutung. Eine zweite, viel feinere, Faserschicht von im übrigen gleichem Bau liegt unmittelbar unter dem Schneckenepithel; sie wird von der unteren Schicht durch eine homogene Kittschicht getrennt, welche einzelne Kerne, umgeben von spärlichem Sarc, enthält. Auch zwischen der unteren Faserschicht und dem periostalen Endothel findet sich eine dünne homogene Schicht mit vereinzelten Kernen. Die Zellen des Endothels sind spindelige Bindezellen, deren Fortsätze longitudinal verlaufen. Axialwärts verdickt sich das Endothel etwas und enthält Kapillaren, unter denen eine, unter dem Tunnel gelegene, ihres regelmässig longitudinalen Verlaufes wegen als Vas spirale bezeichnet wird.

Die Epithelzellen des Sulcus externus (sog. CLAUDIUS'sche Zellen) sind cylindrisch geformt, flachen sich aber gegen die Crista des Ligaments hin ab. Sie zeigen ein helles, zart längsfädiges, Sarc und einen runden nucleomreichen Kern; Schlussleisten, Intercellularlücken und Brücken sind leicht festzustellen. Die Zellen des Sulcus internus entsprechen ihnen im Bau, sind nur stark abgeflacht. Das Sarc ist hell und zeigt ein zartes Gerüst; die runden Kerne färben sich intensiv. Intercellularräume sind vorhanden. Am CORTI'schen Organe

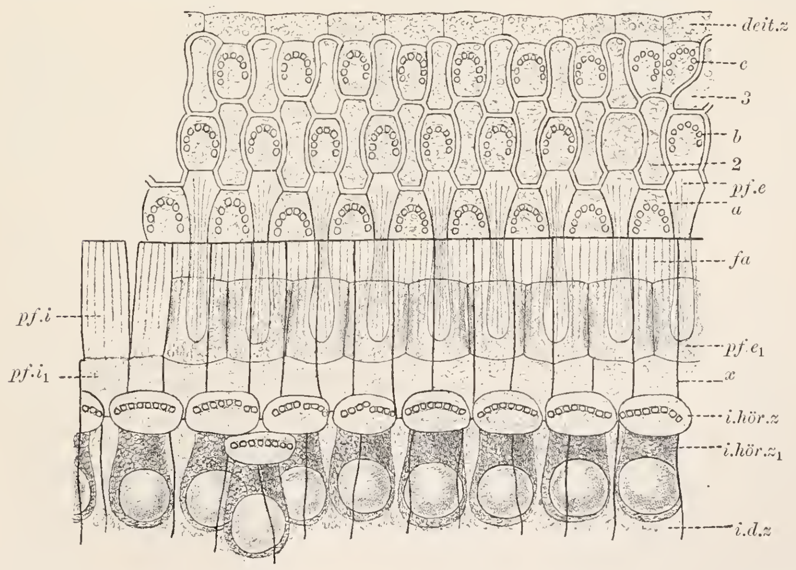
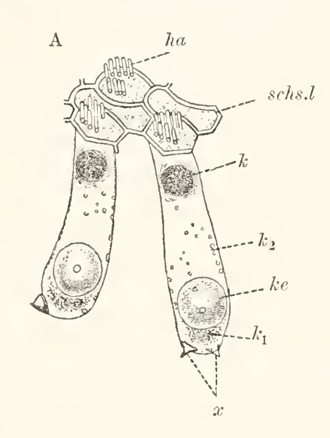


Fig. 654. CORTI'sches Organ von der Fläche gesehen. *i.d.z* innere Deckzellen, *i.hör.z* Endflächen der inneren Hörzellen, *i.hör.*z_1 Zellkörper derselben, *pf.i* Endflächen der inneren Pfeilerzellen, *x* Contur derselben, *pf.*i_1 zugehöriger Zellkörper, *pf.e* Endflächen der äusseren Pfeilerzellen, *pf.*e_1 Zellkörper derselben, *a*, *b*, *c* die drei Reihen der äusseren Hörzellen, *2*, *3* mittlere und äussere Reihe der Phalangen der DEITERS'schen Zellen, *deit.z* äussere DEITERS'sche Zellen. Nach RETZIUS, etwas modificiert.

tritt eine beträchtliche Verlängerung der Zellen ein. Zu unterscheiden sind hier (Fig. 654) vier Arten von Zellen, welche eine bestimmte Verteilung zeigen. An der lateralen und axialen Seite liegen Deck-

zellen, welche in das Epithel des Sulcus externus und internus übergehen. Die lateral gelegenen Zellen heissen auch HENSEN'sche Zellen. Nun folgen lateral Stützzellen, zwischen denen Hörzellen liegen. Beiderlei Elemente sind äusserst regelmässig angeordnet; drei longitudinal verlaufende Reihen von Stützzellen (DEITERSsche Zellen) schieben sich zwischen drei entsprechend verlaufende Reihen von Hörzellen und die HENSEN'schen Zellen. Im axialen Bereiche giebt es gleichfalls eine Reihe von Hörzellen, welche hier direkt an die undifferenzierten Deckzellen anstösst. Zwischen dem axialen und lateralen Bereich der Papille finden sich noch zwei longitudinale Reihen von auffallenden Stützzellen (Pfeilerzellen), welche durch einen sehr breiten Intercellularraum (Tunnel) fast in ganzer Zellhöhe getrennt werden. Auch axial- und lateralwärts von den lateralen Hör- und Stützzellen finden sich weite Intercellularräume, die im Bereich der Hörzellen (siehe unten) miteinander kommunizieren (NUELscher Raum). Noch finden sich in der Papilla acustica die Enden des Nervus cochlearis, dessen Fasern nach Durchtritt durch die Zona perforata der vorher myelinhaltigen Axonscheide entbehren und als nackte Fasern in verschiedener Richtung verlaufen (siehe unten).



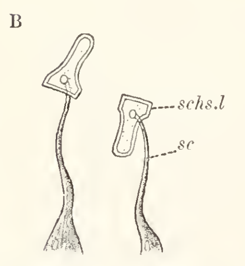


Fig. 655. *Cavia cobaya*, äussere Hörzellen (A) und distaler Teil der DEITERSschen Zellen (B) des Cortischen Organs. *ha* Hörhaar, k und k_1 fragliche körnige Einlagerungen der Hörzellen, k_2 verstreute Körner, *ke* Kern, *x* Enden der Nervenfasern, *schs.l* Schlussleisten der Phalangen, *sc* Sarc. Nach RETZIUS.

Die Hörzellen (Fig. 655) sind kurz, von cylindrischer, distal leicht verschmälerter Gestalt, und erreichen basal die Grenzlamelle nicht; die lateralen haben etwa nur $^1/_2$—$^2/_5$ der Länge der DEITERSschen Zellen, die axialen reichlich die halbe Länge der anstossenden Deckzellen. Das basale Zellende ist abgerundet, an den axialen Zellen minder gleichmässig geformt als an den lateralen, entbehrt aber immer der Fortsätze. Das distale Zellende läuft über der halsartigen Verschmälerung in eine wenig umfangreiche Endplatte aus, welche an den axialen Zellen elliptisch geformt und mit der längeren Achse in longitudinale Richtung gestellt ist; an den lateralen Zellen ist die Form je nach der Reihe verschieden, im wesentlichen aber länglich und abgerundet sechseckig mit in transversaler Richtung gestellter Längsachse. Die Hörzellen stehen geneigt; die axialen sind lateralwärts, die lateralen axialwärts, unter einem bei den lateralen Zellen ziemlich beträchtlichen Winkel geneigt. Sie tragen auf der Endfläche 8 kurze Stäbchen (Hörhaare), welche bei den axialen Hörzellen eine fast gerade longitudinale Reihe, bei den lateralen eine Hufeisenlinie bilden, deren Oeffnung axialwärts sieht. Die mittleren Haare sind in dem Hufeisen etwas länger als die seitlichen. Das Sarc ist zart längsfibrillär struiert und enthält distal und

basal eine dichtere Stelle (HENSEN'scher und RETZIUS'scher Körper). Der kugelrunde, dunkel sich färbende, Kern liegt der Basis genähert.

Kompliziert gebaut sind die DEITERS'schen Zellen. Sie stehen im distalen Bereiche ebenso schräg wie die lateralen Hörzellen, im basalen Bereich etwas steiler, und beschreiben im ganzen ihrer Länge nach einen axialwärts konkaven Bogen. Basal sitzen sie mit hexagonaler Fläche der Lamelle auf. Der untere Zellabschnitt, bis zur Höhe der Hörzellbasis, ist cylindrisch geformt und zeigt ein locker angeordnetes längsfädiges Zellgerüst, das nahe der axialen Wand der Zellen jedoch eine mit Eisenhämatoxylin sich schwärzende, glänzende und starre Fibrille enthält, welche basal konisch endet und sich hier besonders intensiv schwärzt. Diese aus Elementarfibrillen bestehende RETZIUS'sche Stützfibrille durchläuft die ganze Länge der Zelle. Wegen der lockeren Anordnung des übrigen Gerüsts schrumpft der untere Zellteil leicht. Er enthält ferner noch den runden Kern, welcher den Hörzellkernen gleicht und ihnen genähert liegt. Ueber dem Kern verdichtet sich das Sarc und enthält unmittelbar unter der Hörzellbasis ein oder ein Paar Körnerhäufchen, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen. Der distale Teil der DEITERS'schen Zellen ist fadenartig und sondert sich durch plötzliche Einschnürung scharf vom unteren Teile ab. Jede Hörzelle, welche als direkte Fortsetzungen des letzteren erscheint, sitzt einer tiefen Auskehlung desselben auf; die fadenartige Fortsetzung, in der die Stützfibrille noch zu unterscheiden ist, verläuft lateralwärts von der räumlich zugehörigen Hörzelle. Am Zellende erfolgt eine neuerliche plötzliche Formveränderung. Der Faden verbreitert sich zu einer bisquitförmigen Endplatte (Phalange) mit transversal gestellter Längsachse, deren Randpartie sich intensiv mit Eisenhämatoxylin schwärzt (Schlussleiste). Sämtliche Phalangen der DEITERS'schen Zellen bilden einen festen Rahmen (sog. Membrana reticularis), in welchen die Endplatten der Hörzellen, mittelst der Schlussleisten, innig eingefügt sind. Zum Rahmen gehören auch die als innere Phalangen bezeichneten Endplatten der lateralen Pfeilerzellen (siehe bei diesen).

Die Pfeilerzellen sind äusserst auffallend gestaltete Elemente. Sie zeigen schmale viereckige Basalflächen, mit transversal gestellter Längsachse, die sich unmittelbar berühren. Der von diesen Flächen entspringende Zellkörper verschmälert sich fast momentan zu einem leicht **S**förmig gebogen und in schräger Richtung aufsteigenden Säulchen. Diese Säulchen bilden die durchbrochenen Seitenwände eines weiten auf dem Querschnitt dreieckig geformten Intercellularraumes (Tunnel), dessen Basis von den überaus dünnen Basalflächen der Pfeilerzellen gebildet wird. Es neigen sich die lateralen Pfeilerzellen axialwärts, die axialen lateralwärts, doch etwas weniger stark als die ersteren. Distal treten axiale und laterale Zellen in innigen Kontakt und erweitern sich zu den sehr different geformten Pfeilerköpfen.

Der Kopf eines lateralen Pfeilers ist seiner Längsachse nach gegen aussen hin gekehrt und bildet mit dem Säulchen einen stumpfen Winkel; die Zelle erscheint an der Berührungsstelle mit dem axialen Pfeilerkopf wie geknickt. Die gegen den NUEL'schen Raum hin konkav gekrümmte Lateralfläche setzt sich zwischen die anstossende Reihe der lateralen Hörzellen fort und schiebt sich mit dem distalen Ende sogar ein Stück zwischen die Phalangen der nächst gelegenen DEITERS'schen

Zellen. Die axiale Fläche ist gegen den axialen Pfeilerkopf hin konvex gekrümmt und zwar ist diese Krümmung stärker als die konkave Krümmung der lateralen Fläche, so dass auf diese Weise die freie Endfläche, welche zwischen den genannten Hörzellen und Phalangen gelegen ist, schmäler ist als die durchschnittliche Dicke des Pfeilerkopfes. Auch in der longitudinalen Richtung des CORTI'schen Organes ist die Endfläche schmäler als die Köpfe es sind, die im übrigen mit ebener Fläche aneinander stossen.

Die Längsachse der axialen Pfeilerköpfe liegt dagegen in direkter Fortsetzung der Säulchenachse. Die axiale Fläche der Köpfe steigt schräg lateralwärts auf; sie wird durch die anliegenden Hörzellen, von denen eine auf etwa zwei Pfeilerzellen kommt, etwas ausgebuchtet. Die laterale Fläche ist durch die lateralen Pfeilerköpfe konkav ausgetieft und legt sich distal über letztere hinweg, um neben den lateralen Hörzellen mit gerader Kontur zu enden. Derart kommt es zur Bildung umfangreicher Endplatten, welche etwa viermal so breit als lang sind und, wie die Köpfe selbst, eng aneinander schliessen.

Das Sarc der Pfeilerzellen enthält eine kräftige Stützfaser (Pfeiler), welche an der vom Tunnel abgewendeten Zellseite mit konischem Fusse basal entspringt, den Säulchenteil der Zelle fast völlig ausfüllt und im Kopfe sich in feine divergierende Fibrillen auflöst, die gegen die Endfläche hin verlaufen. Sie sind hier an den lateralen Pfeilerzellen deutlich zu sehen. Auch am Fusse löst sich jeder Pfeiler in divergierende Fibrillen auf, die sich an der Basilarlamelle anheften. In Umgebung des Pfeilers liegt spärlich helles Sarc, dessen Nachweis am Säulchen nicht leicht fällt, während basal eine etwas grössere Menge im Winkel des Pfeilerfusses zum Tunnel angefügt ist. Hier, selten in höherer Lage, liegt der bald rundliche, bald längliche, Kern. Am Pfeilerkopfe enthält das wieder reichlicher entwickelte Sarc einen homogenen Einschluss, der am lateralen Pfeiler ellipsoid, am axialen zahnartig gestaltet ist. Bei Betrachtung des CORTI'schen Organes von der Fläche zeigt es sich, dass jeder Pfeilerzelle zwei Einschlüsse angehören, welche den Berührungsflächen von je 2 Zellen einer Reihe dicht anliegen (JOSEPH). Die Bedeutung dieser leicht sich färbenden Einschlüsse ist unbekannt.

Die als Deckzellen angeführten Zellen, welche das CORTI'sche Organ gegen den Sulcus internus und externus abschliessen und in das Epithel beider übergehen, zeigen nichts besonderes. Sie sind in mehreren Reihen angeordnet und erreichen an der lateralen Seite (HENSEN'sche Zellen), besonders in unmittelbarer Nachbarschaft der DEITERS'schen Zellen, bedeutende Länge. Dabei ist ihr Zellkörper schmal, die distale Endfläche aber sehr umfangreich. Zwischen den Deckzellen beider Regionen sind deutliche Intercellularräume, die sich oft vakuolenartig erweitern, vorhanden.

Noch sind die im CORTI'schen Organe verlaufenden Nervenfasern, die in der Zona perforata durch die Basilarlamelle eindringen, zu betrachten. Sie ziehen zum Teil direkt zur Basis der axialen Hörzellen, unterhalb welcher sie nach RETZIUS mit einem, von anderen Autoren bestrittenen, zarten axialen Längsnerven, nach KISHI sogar mit Nervenzellen, zusammenhängen sollen; zum Teil dringen sie in den Tunnel ein und bilden hier, dicht an die axialen Pfeiler in etwa ein Drittel von deren Höhe angeschmiegt, einen longitudinal verlaufenden dünnen Nerven (Tunnelnerv). Von diesem ausgehend

durchqueren Fasern in sehr dünner Schicht radial den Tunnel und, nachdem sie die laterale Tunnelwand durchsetzt haben, den inneren Teil des NUEL'schen Raumes, leicht zur Basis der lateralen Hörzellen aufsteigend. Hier ist ihr weiteres Verhalten noch nicht völlig klargestellt. Nach RETZIUS u. a. enden sie zum Teil an den Basalflächen der Hörzellen mit leichten Anschwellungen, zum Teil gehen sie aber auch in longitudinale Reihen von Fasern über, die, dicht an die axialen Flächen der DEITERS'schen Zellen angefügt, unterhalb der Hörzellen, verlaufen (laterale longitudinale Nervenfasern). Nach anderen Autoren (z. B. KISHI) stehen die radialen Nervenfasern in direktem Zusammenhang mit den Hörzellen, würden also sensible Fortsätze dieser vorstellen. Besser gesichert erscheint die RETZIUS'sche Angabe. Von KISHI wird weiter angegeben, dass die lateralen longitudinalen Nervenfasern nicht zu den erwähnten radialen Fasern, vielmehr zu bodenständig im Tunnel, aber gleichfalls radial, verlaufenden Fasern in Beziehung stehen, die sich von einem zweiten, basal und axial gelegenen, longitudinalen Tunnelnerven abzweigen. Dieser basale Tunnelnerv soll direkt mit der Zona perforata zusammenhängen.

Jenseits der Basilarlamelle sind die Nervenfasern von einer myelinhaltigen Scheide umgeben und verlaufen zum Ganglion spirale, welches in der knöchernen Schneckenachse eingelagert ist. Sie bilden die axonartig entwickelten receptorischen Fortsätze der hier gelegenen bipolaren Nervenzellen, welch letztere von der entgegengesetzten Zellseite aus einen sensiblen Axon in das verlängerte Mark schicken.

Zähne (Dentes).

Die Zähne sind Hartgebilde der Mundhöhlenschleimhaut, an deren Bildung sich Epithel und Cutis beteiligen. Sie ragen mit dem distalen Ende (Krone, Corona) aus dem Zahnfleisch (Gingiva), das den Hals des Zahnes umgiebt und von der Schleimhaut und dem Kieferperiost gebildet wird, frei hervor und sind mit der basalen Wurzel (Radix) in eine Alveole des Kieferknochens eingesenkt, mit dessen Periost sie durch die Wurzelhaut in fester Verbindung stehen. Der Zahn (Fig. 656) setzt sich zusammen aus dem Schmelz, welcher die Krone überzieht, aus dem Zahnbein, welches die Hauptmasse des Zahnes darstellt und im Innern eine Höhle (Cavum dentis) enthält, und aus dem Cement, das die Wurzel aussen umschliesst. Die Zahnhöhle ist von einem weichen, gefäss- und nervenreichen, Bindegewebe (Zahnkeim, Pulpa dentis) ausgefüllt, das an dem basalen Ende der ein- oder mehrfachen Wurzel durch je eine, selten zwei, feine Oeffnungen mit der Wurzelhaut zusammenhängt.

Der Schmelz (Substantia vitrea) entsteht vom Epithel aus (siehe unten). Er ist an der Kaufläche am stärksten entwickelt und nimmt seitlich gegen die Wurzel hin an Dicke allmählich ab. Seiner Substanz nach besteht er aus den Schmelzfasern (Schmelzprismen), die durch eine dünne Zwischensubstanz zusammengehalten werden. Wahrscheinlich durchsetzen alle Prismen die ganze Schmelzschicht; sie verlaufen basal und distal senkrecht zur Oberfläche derselben, nehmen aber im mittleren Bereiche spiral gewundenen Verlauf an und durchflechten sich, zu Bündeln geordnet, in komplizierter Weise, welche die Verfolgung eines Prismas seiner ganzen Länge nach unmöglich macht. Distal sind sie dicker als basal, entsprechend der ver-

grösserten Oberfläche der Schmelzschicht; die Zwischensubstanz nimmt dagegen von der basalen Fläche gegen die distale hin ein wenig an Dicke ab. Auf dem Querschnitt zeigt jedes Prisma mehr oder weniger regelmässig hexagonale Form. Distal überzieht ein dünnes Häutchen (Schmelzoberhäutchen) die ganze Schmelzschicht, mit der es auf das Innigste zusammenhängt.

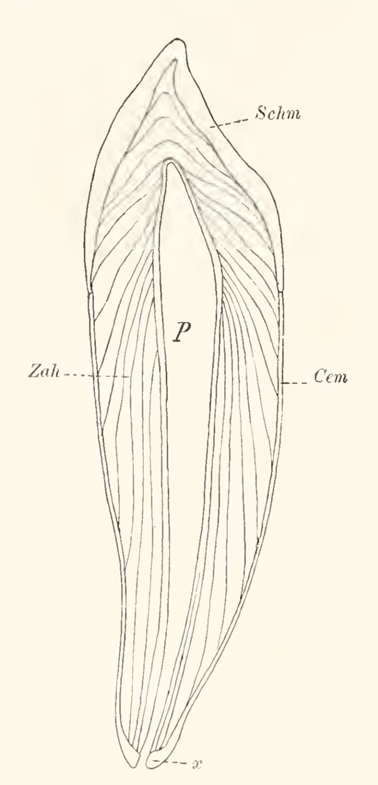


Fig. 656. Schema des Verlaufs der Zahnbeinlamellen im Längsschliff eines Schneidezahns. Nach v. EBNER. *Schm* Schmelz, *Zah* Zahnbein, *Cem* Cement, *P* Pulpa, *x* Oeffnung der Zahnhöhle.

Bei Behandlung mit Salzsäure werden die Prismen, die aus Calciumphosphat bestehen, völlig gelöst; die verkalkte Zwischensubstanz hinterlässt dagegen einen organischen Rückstand, der am ausgebildeten Zahn sehr gering ist, am jungen dagegen die Form der Schmelzschicht wahrt. Das Oberhäutchen ist gegen Säuren und Alkalien ausserordentlich widerstandsfähig und daher ein ausgezeichneter Schutz der Zähne. Unter dem Polarisationsapparat erweisen sich die Prismen stark negativ einachsig doppelbrechend. Der Schmelz ist von sehr bedeutender Härte und Sprödigkeit und giebt, mit Stahl geschlagen, Funken.

Das Zahnbein (Substantia eburnea, Elfenbein) ist eine eigenartige Knochenbildung. Es begrenzt das Cavum dentis und besteht aus der Zahnbeinsubstanz und den Zahnkanälchen (Dentinkanälchen, Fig. 657). Die Zahnbeinsubstanz selbst setzt sich, wie die Knochensubstanz, aus leimgebenden Fibrillen und einer verkalkten Grundsubstanz (Kittmasse, v. EBNER), welche die Fibrillen verbindet, zusammen. Die feinen glatten unverzweigten Fibrillen verlaufen zu Bündeln (Fasern) vereinigt parallel zur Zahnbeinoberfläche und bilden Schichten, in denen die Fasern in zwei sich unter spitzem Winkel kreuzenden Systemen orientiert sind. Im Zahnbein finden sich unverkalkte Stellen, sog. Interglobularräume, die konzentrisch angeordnet sind und die sog. OWEN'schen Konturlinien bilden, in welchen bei fossilen Zähnen ein Zerfall des Elfenbeins in Lamellen stattfinden kann. Die Begrenzung der Interglobularräume ist eine unregelmässig gezackte, was durch kuglige Vorsprünge des Zahnbeins (Zahnbeinkugeln, KÖLLIKER) bedingt wird. Bei vielen Zähnen findet sich ein dichtes Lager sehr kleiner Interglobularräume an der Grenze zum Cement und wird, wegen des körnergleichen Aussehens der winzigen Zahnkugeln, als Körnerschicht bezeichnet. Das Dentin übertrifft den Knochen an Härte und Sprödigkeit bedeutend, steht jedoch in beiden Qualitäten dem Schmelze nach.

Die sehr engen Dentinkanälchen entsprechen den Knochen-

kanälchen, mit denen sie vor allem gemein haben, dass sie rechtwinklig zu den Schichten der Bindefibrillen gestellt sind. Sie beginnen offen am Cavum dentis und verlaufen radial, schraubig sich aufwindend,

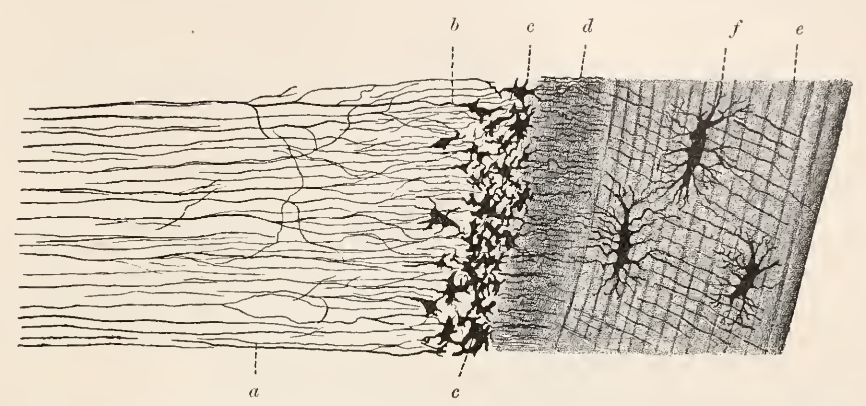


Fig. 657. Elfenbein und Cement von der Wurzel eines Schneidezahns (trocken). *a* Zahnröhrchen, *b* Interglobularräume, *c* sog. Körnerschicht, *d* Grenze des Cements mit dicht stehenden SHARPEY'schen Fasern, die auch sonst im Cement eingezeichnet sind, *e* Lamellen des Cements, *f* Knochenhöhlen. Nach v. EBNER.

durch die ganze Dicke des Zahnbeins, dabei sich, besonders im Anfange, gablig teilend und durch Seitenzweige miteinander anastomosierend. Sie enden distal unter allmählicher Verdünnung, dringen dabei an der Schmelzgrenze ein Stück weit in den Schmelz vor oder enden auch wie abgeschnitten an grübchenartigen Austiefungen des Dentins, in welche der Schmelz eingreift und die als Resorptionsflächen anzusehen sind; zumeist gehen sie schlingenförmig ineinander über; ein geringer Teil hängt an der Cementgrenze mit den Kanälchen des Cements zusammen. Jedes Kanälchen hat eine eigene dünne, verkalkte Wand, in der sich plasmatischer Inhalt, eine sog. TOMES'sche Zahnfaser, befindet.

Das Cement (Zahnkitt, Substantia ossea dentis) ist echte Knochensubstanz, die an der Grenze zum Schmelz dünn beginnt und am basalen Wurzelende am mächtigsten entwickelt ist. Die Verbindung mit dem Zahnbein ist eine innige. Vom echten Knochen unterscheidet sich das Cement allein durch Ueberwiegen radial verlaufender Bündel von Bindefasern, die den SHARPEY'schen Fasern entsprechen und eine feste Verbindung mit der Wurzelhaut (Periost) vermitteln. Im dickeren Teile finden sich Knochenlamellen, HAVERS'sche Kanäle und Knochenhöhlen, die weniger regelmässig gestaltet sind als im echten Knochen (siehe weiteres bei Röhrenknochen).

Bindegewebe, Gefässe und Nerven. Die Wurzelhaut entbehrt, im Gegensatz zum echten Periost, der elastischen Fasern und besteht aus straffem Fasergewebe, dessen Elemente sich einerseits in die radialen Fasern des Cements, andererseits in die SHARPEY'schen Fasern des Kieferknochens, welcher die Zahnalveole umgrenzt, fortsetzen und derart den innigen Verband von Zahn und Alveole vermitteln (Ligamentum circulare dentis, KÖLLIKER). An den basalen Wurzelenden tritt lockeres Bindegewebe auf, welches die in den Zahn eindringenden Gefässe und Nerven umkleidet.

Die Pulpa bildet ein eigenartiges, der elastischen Elemente völlig entbehrendes, Bindegewebe, das aus reichlichen Bindezellen und lose angeordneten Bindefibrillen besteht. An der Peripherie des Cavums findet sich eine epithelartige Schicht cylindrischer Zellen (Zahnbeinbildner, Odontoblasten, Fig. 658), die durch Ausläufer mit den erwähnten sog. Zahnfasern zusammenhängen und derart die ganze Zahnbeinmasse durchsetzen. Unmittelbar unter den Odontoblasten liegen rundliche Bindezellen besonders dicht angeordnet.



Fig. 658. Isolierte Schmelzzellen (A) und Odontoblast (B). An den Schmelzzellen basal die TOMES'schen Fortsätze, am Odontoblast die in ein Zahnröhrchen sich fortsetzende sog. TOMES'sche Zahnfaser. Nach V. EBNER.

Blutgefässe sind, sowie Nerven, ungemein reich in der Pulpa entwickelt, dagegen fehlen Lymphgefässe. Die Enden der mit einer Myelinscheide umgebenen Nervenfasern lassen sich bis zwischen die Odontoblasten verfolgen (RETZIUS), dringen vielleicht auch in die Kanälchen des Zahnbeins ein.

Entwicklung. Die Zähne entstehen vom sog. Schmelzkeim (Zahnleiste) aus. Dieser stellt eine embryonal auftretende, leistenförmige Epithelwucherung vor, welche in die Tiefe der Schleimhaut einsinkt und am freien Rande kolbige Verdickungen bildet, in die von unten her eine Cutispapille vorwächst (Zahnpapille, Zahnkeim) und sie derart zu Kappen umbildet, die als Schmelzorgane bezeichnet werden. Die aus Papille und Schmelzorgan bestehende Zahnanlage sondert sich allmählich vom Schmelzkeim bis auf eine dünne Verbindung (Hals des Schmelzorganes, Fig. 659), die später auch schwindet, während zugleich die Zahnleiste, ausser am freien Ende, durch vorwachsendes Bindegewebe in Epithelinseln (Epithelperlen), die sich dauernd erhalten, zerlegt wird. Auf die Anlage der Milchzähne folgt an der Zahnleiste die Anlage der bleibenden Zähne; indessen werden viele Zähne (Mahlzähne) gleich definitiv angelegt. Die Zahnanlagen trennen sich von der Zahnleiste in labialer Richtung; während der Abschnürung umgeben sie sich mit einer Schicht gefässhaltigen Bindegewebes (Zahnsäckchen), die mit der Papille direkt zusammenhängt.

An der Oberfläche der Papille (Fig. 660) treten die Odontoblasten auf, welche das Zahnbein abscheiden. Zugleich differenziert sich das Schmelzorgan in mannigfacher Weise. Es bildet eine einfache Schicht hoher cylindrischer Schmelzzellen (sog. Schmelzepithel) in unmittelbarer Angrenzung an die Papille; ferner eine Schicht niedrigerer Zellen an den anderen Grenzflächen (sog. äusseres Epithel); drittens die Schmelzpulpa, welche einem Gallertgewebe gleicht und scheinbar aus sternförmigen Zellen in einer eiweissreichen Flüssigkeit besteht, in Wirklichkeit aber von Deckzellen mit stark erweiterten Intercellularräumen und langen flügelartigen Brücken gebildet wird, und unter Vermittlung des nur stellenweis entwickelten sog. intermedialen Stratums in die peripheren Schichten übergeht. Die letzteren entsprechen der Basalschicht des Epiderms. Wenn an den Odontoblasten die Bildung des Zahnbeins beginnt, fängt auch das Schmelzepithel an sich in Schmelz um-

zuwandeln. Dieser Prozess beginnt zunächst an den basalen, der Papille zugewendeten, Zellflächen, greift aber allmählich auf die ganzen Zellen über, die nach Abschluss der Zahnbildung vollständig in die

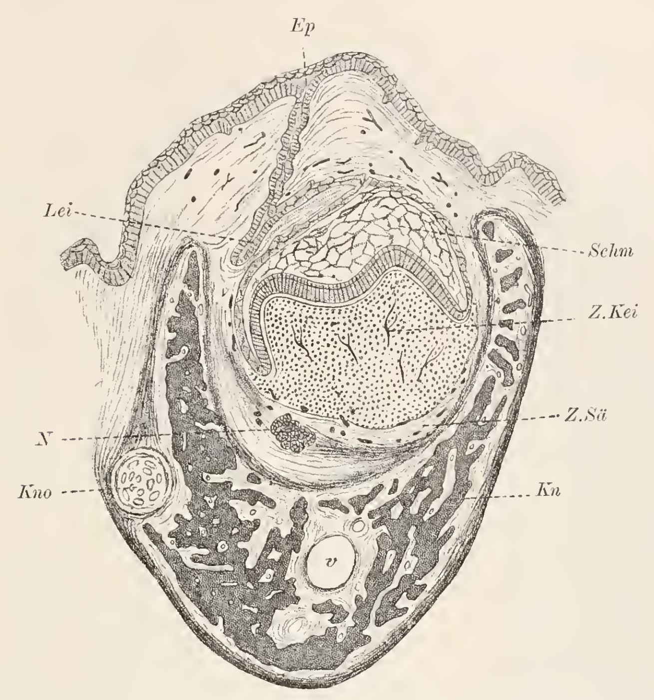


Fig. 659. Längsschnitt durch eine Molarzahnanlage des Unterkiefers eines viermonatlichen Embryos. Nach v. Ebner. *Ep* Kieferrandepithel, sich in die Zahnleiste fortsetzend, *Lei* freie Kante der letzteren, *Schm* Schmelzorgan, *Z.Kei* Zahnkeim, *Z.Sä* Zahnsäckchen, *Kn* Unterkieferknochen, *Kno* Meckel'scher Knorpel, *N* Nerv.

Schmelzprismen, mitsamt dem Oberhäutchen, umgewandelt sind. Unterdessen wächst der Zahn in die Länge. Das Schmelzorgan, das bis zum Durchbruch desselben nach aussen erhalten bleibt, wächst, wenn die Krone des Zahns bereits ziemlich fertig ist, basalwärts und bestimmt derart als dünne Epithelscheide die Form der Wurzel, ohne hier jedoch Schmelz zu liefern (v. Brunn).

Die Cementbildung geht von der inneren Wand des Zahnsäckchens aus. Zellen, welche zu den Osteoblasten werden, durchbrechen die Epithelscheide und liefern eine Cementschicht auf dem Zahnbein der Wurzel. Beim Durchbruch des Zahns verschmilzt der Rest des Schmelzorganes mit dem Epiderm (sog. Epithel des Zahnhalses) und das Zahnsäckchen wird zum Periost der Alveole (Wurzelhaut des Zahns). Beim Auftreten der definitiven Zähne wird die Wurzel des darüber gelegenen Milchzahnes durch Osteoklasten, die man in Howship'schen Lakunen des Cements, Dentins und manchmal auch im Schmelz, findet, gelöst; die Kronen der Milchzähne werden dann beim Vorwachsen des neuen Zahnes ausgestossen.

Ueber die Bildung des Zahnbeins ist noch folgendes (v. Ebner) anzugeben. Das Zahnbein ist von Anfang an fibrillär struiert und

zunächst, wie auch der Knochen, unverkalkt. Die Bindefibrillen verlaufen rechtwinklig zu den Fortsätzen der Odontoblasten, die später zu den sog. Zahnfasern werden. Aus diesen Lagebeziehungen geht mit Sicherheit hervor, dass die Fibrillen unabhängig vom Gerüst der Zellen und Fortsätze entstehen; sie stellen jedenfalls Verdichtungen einer ursprünglich homogenen, vom Sarc abgeschiedenen, Grundsubstanz vor. In dieser treten allmählich auch die Kalksalze auf.

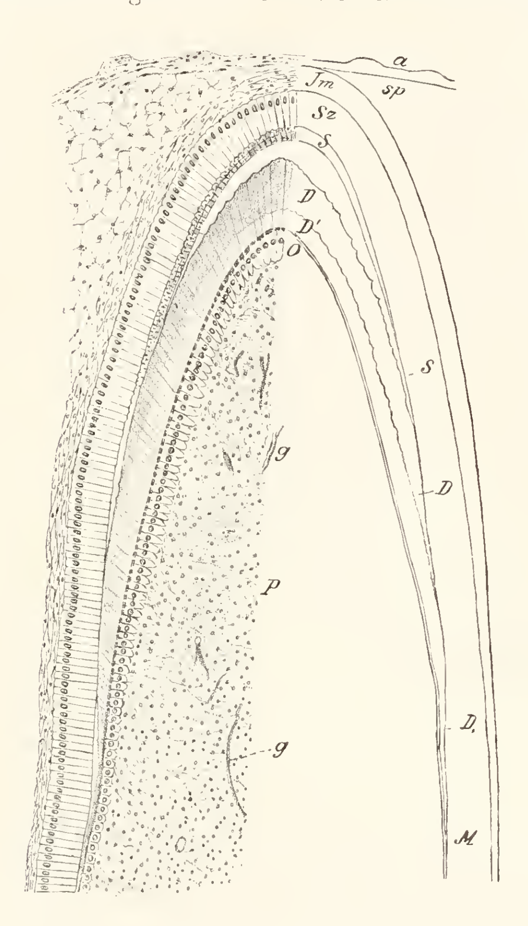


Fig. 660. Längsschnitt des medialen unteren Milchschneidezahns vom menschlichen Embryo. Nach v. Ebner. *a* äusseres Epithel, *Sz* Schmelzepithel, *Jm* Intermediales Stratum, *sp* Schmelzpulpa, *S* Schmelz, *D* Dentin, verkalkt, D_1 unverkalkt, *O* Odontoblasten. *P* Pulpa des Zahnkeims, *g* Gefässe, *M* Membrana präformativa (Fortsetzung des Schmelzorgans).

Die Bildung des Schmelzes (Fig. 658 A) ist ein durchaus eigenartiger Vorgang, den man nicht mit der Bildung der Cuticulae vergleichen kann, da er an der basalen Fläche von Epithelzellen beginnt, die überhaupt nicht die Oberfläche erreichen. Die Schmelzbildung stellt sich als successive Umwandlung der Schmelzzellen in die Prismen, welche die axialen Teile, und in die Zwischensubstanzschichten, welche die peripheren Teile der Zellen einnehmen, dar. Beide Elemente verkalken erst allmählich, sind aber deutlich gesondert, derart dass die Schmelzprismen aus der als ein Wabenwerk entwickelten Zwischensubstanz herausgezogen werden können (Tomes'sche Fortsätze der Schmelzzellen). Wabenwände und Prismen enthalten zunächst ein längsorientiertes Zellgerüst, das aber bei der Verkalkung des Hyaloms zu Grunde geht; dafür spricht die völlige Auflösung des Schmelzes ausgebildeter Zähne bei Behandlung mit Salzsäure.

Speicheldrüsen (*Mus musculus* L.).

Von den drei grossen Mundhöhlendrüsen der Säuger: Parotis, Submaxillaris und Sublingualis, sei hier die Submaxil-

laris der japanischen Tanzmaus berücksichtigt. Sie besteht aus zwei Teilen, deren Ausführungsgänge sich vereinigen: aus der grösseren eigentlichen Submaxillaris und aus der kleineren Retrolingualis. Die erstere ist eine Speicheldrüse mit serösen oder Eiweisszellen, die zweite ist dagegen ein Schleimdrüse mit mukösen oder Schleimzellen. Im anatomischen Aufbau zeigen beide Drüsen einige Differenzen. Der weite Ausführgang einer jeden, der hier nicht weiter berücksichtigt wird, verzweigt sich reichlich. Die Zweige gehen bei der Schleimdrüse in sog. Sekretröhren über, deren hohes Epithel secerniert; diese wiederum setzen sich in kurze enge Schaltstücke mit niedrigem, nicht secernierendem, Epithel fort, an welches sich unvermittelt die dicken Tubuli (Fig. 661) anschliessen. Bei den Speicheldrüsen fehlen besondere Sekretröhren und Schaltstücke und das niedrige Epithel des Ausführungsganges geht ohne scharfe Grenze in das hohe der Tubuli über. Die Tubuli sind lang und verzweigt; die letzten Zweigbildungen sind ihrer Länge wegen nicht wohl als Acini zu bezeichnen.

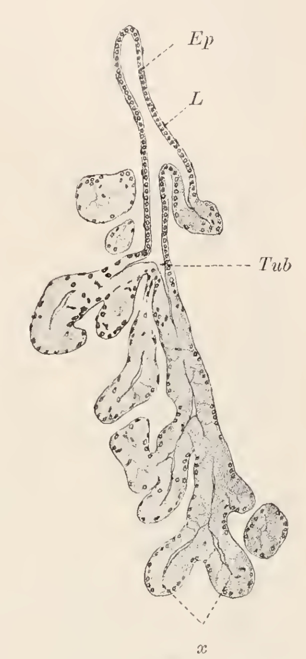


Fig. 661. *Mus musculus*, Anschnitt der Submaxillaris. *Ep* und *L* Epithel und Grenzlamelle eines Zweigs des Ausführganges, *Tub* Beginn der Tubuli, *x* Endzweige solcher (sog. Acini).

Schleimdrüse. Die reifen Schleimzellen haben eine plumpe niedrig konische Gestalt, mit breiter Basis und schmaler Endfläche. Auf den Tubulusquerschnitt kommen etwa fünf bis sieben, die ein enges Lumen umgeben. Der Kern liegt der Basalfläche dicht an, medial oder seitlich; er ist verschieden stark abgeplattet, und enthält neben mässig viel Nucleom einen Nucleolus. Das Sarcgerüst besteht aus Fäden, die zu einem lockeren Netz angeordnet erscheinen; manchmal erkennt man jedoch eine longitudinale Orientierung der Fäden. In den Maschen liegt das verschleimte Sekret als helle, nicht oder nur schwach bläulich sich färbende, Masse, die oft unmittelbar an den Maschen des Gerüsts noch dichtere Beschaffenheit besitzt und mannigfach gestaltete Fäden, Membranen, Klumpen bildet, die man mit dem Gerüstnetze selbst nicht verwechseln darf. Meist ist das ganze Sekret verquollen; nicht selten liegen aber noch im basalen Zellteil runde Körner, die sich mit Eisenhämatoxylin mehr oder weniger intensiv schwärzen, vor. In geringer Entfernung über der Basalfläche beobachtet man gelegentlich eine dichtere Stelle im Gerüst, die nach Befunden Zimmermann's an anderen Schleimzellen ein Centralkorn oder einen Diplochonder enthalten dürfte.

Zwischen den Zellen finden sich Intercellularräume, Brücken und distal Schlussleisten (Kolossow, Zimmermann). Das Aussehen dieser Bildungen schwankt. Die Intercellularräume können deutlich hervortreten und manchmal vakuolige Erweiterungen

aufweisen, können aber auch ganz fehlen; im letzteren Falle stossen die Zellen mit scharfer Kontur aneinander.

Die regenerierenden Zellen, welche man meist einzeln zwischen den reifen antrifft, sind seitlich stark zusammengedrückt und auch in der Längsrichtung verkürzt. Sie zeigen ein dichtes Sarc, dessen Gerüstfäden deutlich längs, leicht wellig, verlaufen; ausserdem sind feine oder auch bereits deutlicher hervortretende Körner vorhanden, die sich leicht schwärzen. Der Kern hat eine rundliche Form.

Das niedrige Epithel der Schaltstücke besteht aus platten Zellen mit gleichfalls abgeflachten Kernen. Weder eine Längsfaserung des Gerüstes, noch körnige Einlagerungen, sind zu unterscheiden. Dagegen fällt an den hohen cylindrischen Zellen des Sekretröhrenepithels eine deutliche Längsstreifung der basalen Zellhälfte, unterhalb des hoch gelegenen Kernes, auf. Die Fäden sind aber nicht allein in der genannten Region nachweisbar, man kann sie vielmehr auch am Kern vorbei bis zur Endfläche, die ein wenig schmäler ist als die Basalfläche, verfolgen. Dass sie basal so deutlich hervortreten, ergiebt sich aus der innigen Anlagerung von feinen acidophilen Sekretkörnern (Sekretfibrillen), die distalwärts sich ein wenig vergrössern, loser verteilen und den Endabschnitt der Zelle mehr oder weniger dicht erfüllen. Ohne weitere Veränderung werden sie ausgestossen. Jede Zelle zeigt ihrer Länge nach den vollständigen Reifungsvorgang des Sekretes, dessen physiologische Bedeutung noch unbekannt ist. Der runde helle Kern enthält einen Nucleolus und mässig viel Nucleom. — Zwischen den Zellen finden sich Intercellularräume, Brücken und distal kräftige Schlussleisten, die nicht selten wie eine dichte Reihe Körner erscheinen. — Diplochondren, die Zimmermann für den Menschen angiebt, wurden nicht mit Sicherheit erkannt.

Speicheldrüsen. Die reifen Speichelzellen sind von körnigem, intensiv färbbarem, Sekrete so dicht erfüllt, dass andere Strukturelemente nicht zu unterscheiden sind. Wir beginnen daher mit der Betrachtung der kleineren regenerierenden Zellen, die sich in besonderen Abschnitten der Tubuli, in welchen also die Zellen gleichzeitig secernieren, finden. Diese Abschnitte sind stark eingeschrumpft und besitzen nur ein sehr enges Lumen. Die Zellen derselben sind nach der völligen Entleerung zunächst von wenig regelmässiger Gestalt, teils ausgebuchtet und abgeflacht, teils fast kuglig oder abgerundet stumpfkonisch. Das Sarc ist hell und enthält deutlich wahrnehmbare (Eisenhämatoxylinschwärzung), wellig verlaufende, Fäden, deren Anordnung vor allem basal, neben dem Kern eine longitudinale ist. Die Sekretkörner treten zuerst basal, den Fäden angelagert hervor, finden sich aber bald im ganzen Zellleib an den Fäden verstreut, sind klein und färben sich nur schwach. Das Gerüst umschliesst hie und da noch vakuolenartige Räume, die sich von der Sekretentleerung herleiten; bei zunehmendem Wachstum der Zelle verschwinden diese aber und die Zelle erfüllt sich immer dichter mit den Sekretkörnern, die gleichfalls an Grösse zunehmen und sich mit Eosin und Eisenhämatoxylin intensiv färben. Das Zellgerüst ist bald nur basal noch zu unterscheiden, wo die longitudinal verlaufenden Fäden bei flächenhaftem Anschnitt der Zelle sich regelmässig in Reihen, welche der Längsachse der Tubuli entsprechen, gestellt erweisen. Später bei völliger Sekretreife, sind die Gerüstteile auch hier fast völlig verdeckt.

Die grossen reifen Zellen zeigen auf longitudinalen Anschnitten der Tubuli cylindrische, auf dem Querschnitt derselben konische, Gestalt mit stumpfer Endfläche. Die Sekretkörner kommen in sehr verschiedener Grösse vor. Neben grossen Kugelballen, die selbst wieder fein gekörnt sind, liegen kleine und grobe Körner. In diesem Zustande wird das Sekret entleert. Man findet in den jetzt beträchtlich weiteren Tubuli sowohl Haufen winziger Granulationen, wie auch gröbere Körner, beide geschwärzt. Doch sind die grossen Sekretballen meist weniger stark gefärbt als die eigentlichen Körner; sie sind als schon überreif zu bezeichnen und zerfallen, falls sie nicht entleert werden, in der Zelle in eine sehr feine Körnelung, die sich nur blass färbt. Eine Verflüssigung des Sekretes scheint stets erst ausserhalb der Zelle einzutreten.

Bei der Entleerung schrumpfen die Zellen stark zusammen. Dabei kommt es vor, dass auf einem Querschnitt nur noch eine Zelle voll Sekret ist, die anderen dagegen bereits ganz oder fast ganz entleert sind. Die sekreterfüllte Zelle nimmt dann ziemlich den ganzen Querschnitt des Tubulus ein und die übrigen Elemente legen sich wie ein Halbmond dicht um ihre freie Fläche. Diese Bildungen sind nicht zu verwechseln mit den GIANUZZI'schen Halbmonden, welche man bei Hund und Katze in der Submaxillaris beobachtet und die sich durch charakteristische Einfügung von Eiweisszellen zwischen die hier das Tubuluslumen vornehmlich auskleidenden Schleimzellen ergeben.

Auch die basal gelegenen Kerne machen Veränderungen durch. In der entleerten Zelle sind sie von wenig regelmässiger eingebuchteter oder geschrumpfter Form und enthalten neben einem oder ein paar Nucleolen wenig Nucleom. Später runden sie sich ab und vergrössern sich beträchtlich, wobei zugleich Nucleolen und Nucleom sich vermehren. Zuletzt, bei der Zellreife, verlieren sie wieder an Grösse und Inhaltsmenge, sowie an Regelmässigkeit der Form. Häufig beobachtet man zwei Kerne in einer Zelle.

Zwischen den Zellen finden sich, wie in den Schleimdrüsen, Intercellularräume, Brücken und Schlussleisten. Die Räume und Brücken sind aber nur zwischen unreifen Zellen gut zu erkennen und scheinen an den reifen Tubuli zu fehlen. Seitenkapillaren (siehe Pankreas der Amphibien) wurden nicht mit Sicherheit beobachtet.

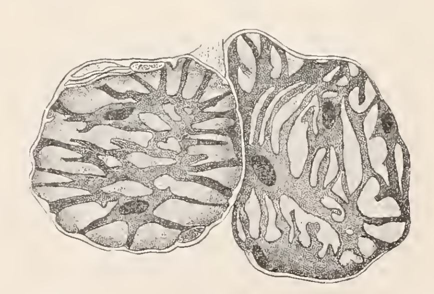


Fig. 662. *Lepus cuniculus*, Anschnitte von acinusartigen Zweigen der Zungenschleimdrüse, nach Entfernung der Schleimzellen. Grenzlamelle mit den innen anliegenden Korbzellen. Nach v. EBNER.

Die Tubuli beider Drüsenarten sind von einer dichten Grenzlamelle eingehüllt, der an der Innenseite, also zwischen Lamelle und Drüsenzellen, verzweigte Zellen anliegen (sog. Korbzellen, Fig. 662), deren Genese und funktionelle Bedeutung bis jetzt nicht sicher festgestellt ist. Man vergleicht sie mit den gleichfalls subepithelial gelegenen Muskelzellen der Schweissdrüsen. In Umgebung der Lamellen findet sich ein lockeres netziges Fasergewebe mit eingelagerten Lymphspalten, Gefässen und Nerven. Aus den ersteren gehen Lymphgefässe hervor, welche, ebenso

wie die Blutgefässe, den Ausführungsgängen folgen. Ein reiches Blutkapillarnetz umspinnt die Tubuli. Die Nerven der Speicheldrüsen stammen zum Teil vom Sympathicus, zum Teil von gewissen Kopfnerven. Nervenzellen und Ganglien kommen zwischen den Drüsenläppchen vor und gehören wohl den sympathischen Nerven an. Wie es scheint, verhalten sich die Endigungen der zwei Nervenarten verschieden (v. Ebner). Man findet teils pericelluläre Endgeflechte, welche die Drüsenzellen umspinnen, teils freie eigentümlich geformte Endigungen an den Zellen. Mit diesem doppelten Befunde steht in Einklang, dass Reizung des Sympathicus einen anderen Einfluss auf die Drüsenzellen ausübt, als Reizung der betreffenden Kopfnerven (Trigeminus z. B.).

Lunge und Blutgefässe (*Lepus cuniculus* L.).

Die Lunge ist ein Anhangsorgan des Verdauungstractus, das seiner allgemeinen formalen Ausbildung wegen als zusammengesetzte acinöse Drüse bezeichnet werden kann, dessen Epithel jedoch kein Sekret absondert, sondern den Austausch von Gasen zwischen der durch den

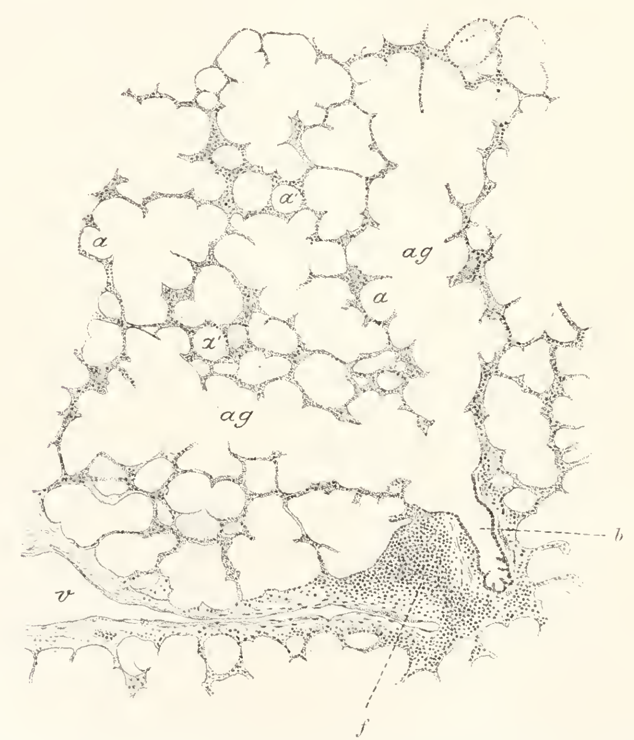


Fig. 663. Schnitt von einer mit Alkohol gefüllten Lunge. Nach v. Ebner. *a* Alveolen im Profil, *a'* im Querschnitte, *b* Bronchiolus, *ag* Alveolargänge. *f* Lymphfollikel, *v* längsgeschnittene Vene.

Mund eingeatmeten Luft und den im Umkreis der Alveolen entwickelten Blutkapillaren vermittelt. Die Alveolen (Fig. 663) sind seitliche Ausbuchtungen der sich verästelnden Alveolengänge, welche am

Ende der Bronchiolen, der letzten Abschnitte des reich verästelten Lungenganges, entspringen. Der Lungengang wird als Trachea (Luftröhre) bezeichnet. Er mündet vermittelst des Kehlkopfes ventral in den Vorderdarm, an der Grenze der Rachenhöhle und des Schlundes, ein, und teilt sich, bevor er an die paarigen Lungen herantritt, in die beiden Bronchien. Jeder Bronchus beginnt an der Lungenwurzel sich aufzuzweigen, indem er seitlich die Rami bronchiales abgiebt und schliesslich selbst in solche zerfällt; die Rami teilen sich weiter und liefern als letzte Zweige die erwähnten Bronchiolen (Fig. 664), welche mitsamt den Alveolengängen sich in der gesamten Lunge verteilen. Durch die Gefässe, Muskulatur und das Bindegewebe werden die Lücken zwischen den Gangverzweigungen ausgefüllt und es ergiebt sich derart ein kompaktes Organ, das an der Aussenfläche vom Peritoneum der Brusthöhle (sog. Pleura) überzogen ist. — Es werden zunächst die Epithelien der Lunge und Trachea, dann das Bindegewebe und die Gefässe, betrachtet, bei welcher Gelegenheit der feinere Bau letzterer zur Besprechung kommt.

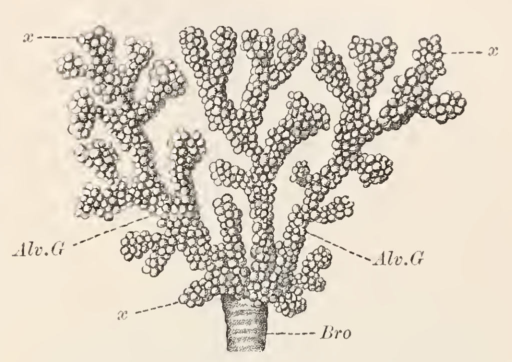


Fig. 664. *Cercopithecus*, mit Quecksilber gefülltes Alveolengangsystem vom Lungenrande. Nach F. E. Schulze 1871, aus v. Ebner. *Bro* Bronchiolus, *Alv.G* Alveolengänge, *x* Enden derselben.

Epithel. In der Trachea und in den Bronchien ist ein mässig hohes, in flache Längsfalten gelegtes, Epithel vorhanden, dessen Zellen sämtlich an der Grenzlamelle inserieren, jedoch nur zum Teil die Oberfläche erreichen. Man bezeichnet ein derartiges Epithel als ein mehrreihiges. Die bis zur Oberfläche reichenden Zellen sind einerseits wimpernde Deckzellen, andererseits Becherzellen; zwischen den verschmälerten basalen Enden beider liegen abgerundete oder keilförmige Ersatzzellen. Flimmer- und Becherzellen zeigen nichts Bemerkenswertes. An den ersteren fallen leicht die Basalkörner an der Basis der Wimpern auf. Im Epithel kommen Leukocyten vor, welche auch in das Ganglumen hinein gelangen. Das Epithel nimmt gegen die Bronchiolen hin an Höhe ab, während zugleich die Schleimzellen verschwinden. An den Bronchiolen selbst wandelt es sich in ein einschichtiges, kubisches oder plattes, wimperloses Epithel um, das bei Beginn der Alveolen (respiratorisches Epithel) charakteristische Veränderung erfährt. Es treten zwischen kubischen Pflasterzellen sehr dünne, homogene Platten (Fig. 665) auf, welche der Kerne entbehren und als eigenartig metamorphosierte Pflasterzellen, vielleicht als Vereinigungen mehrerer solcher (Kölliker), aufzufassen sind. Die Platten, deren Grenzen durch Versilberung nachweisbar sind, bilden das Alveolenepithel, während sich Pflasterzellen am Eingang in die Alveolen erhalten.

Bindegewebe, Knorpel, Muskulatur und Nerven. Die Luftröhre und Bronchien stehen durch Bindegewebe mit den benach-

barten Teilen in direktem Zusammenhang. Als spezifische Pleura der Trachea sind die Tunica propria, welche dem Epithel anliegt und mit ihm die Schleimhaut bildet, sowie die Knorpelringe, die von straffem Fasergewebe (Perichondrium) umgeben sind, zu unterscheiden. Die Knorpelringe umschliessen die Trachea nur ventral und lateral; dorsal findet sich an ihrer Stelle nur straffes Fasergewebe mit eingelagerten glattfaserigen Quermuskeln. Das Perichondrium ist auf der Aussenseite der Ringe mächtiger entwickelt als innen und verbindet auch die einzelnen Knorpelstücke untereinander. Ueber die Struktur desselben, sowie des Knorpels, siehe im Kapitel: Röhrenknochen. Die Muskeln stimmen in jeder Beziehung strukturell mit denen des Darmes (siehe dort) überein. In der Tunica findet sich lockeres, netziges Fasergewebe mit eingelagerten elastischen Fasern, Blut- und Lymphgefässen, sowie mit freien Leukocyten in reicher Zahl. Auch ein Nervenplexus mit Ganglien und blassen Nervenfasern ist vorhanden. Die Nervenzellen sind, wie am Darm, multipolar; die abgehenden Fasern innervieren die Muskulatur, welche ausserdem auch büschelartige sensible Endverästelungen enthält (Ploschko). Gegen das Epithel hin nimmt das netzige Fasergewebe straffen Charakter an und enthält dicht gedrängt elastische Fasern, welche longitudinal verlaufen (elastische Faserlage).

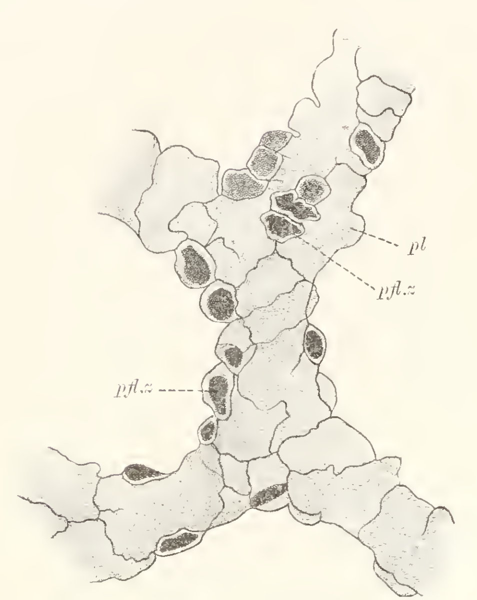


Fig. 665. Respiratorisches Epithel der Begrenzungsränder von Alveolen, mit Silber und Essigsäure behandelt. Nach Kölliker aus v. Ebner. *pfl.z* Pflasterzellen, *pl* Platten.

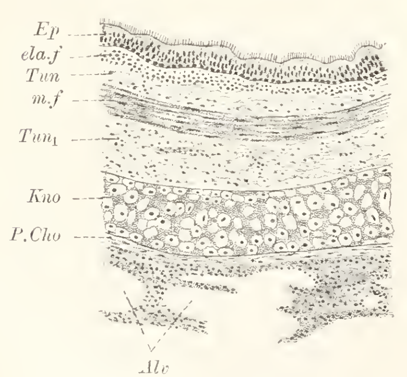


Fig. 666. *Lepus cuniculus*. Stück vom Querschnitt eines Bronchus. *Ep* Epithel, *Tun* und Tun_1 innerer und äusserer Teil der Tunica propria, *ela.f* elastische Faserlage, *m.f* cirkuläre Muskulatur, *Kno* Knorpelstück, *P.Cho* Perichondrium, *Alv* Alveolen.

An den Bronchien (Fig. 666) innerhalb der Lunge werden die Knorpelringe zu unregelmässigen eckigen Platten, die sich im ganzen Umkreis des Lumens verteilen. Zugleich bildet die Muskulatur eine cirkuläre Lage von netzig untereinander verbundenen Faserbündeln, die in die Tunica und zwar derart zu liegen kommen, dass sie glatt

unter den Längsfalten des Epithels hinwegziehen und an die elastische Faserlage, die stark entwickelt ist, nur an den Bodenflächen der Falten anstossen. Das Perichondrium der Knorpelplatten geht in das umgebende Bindegewebe über.

An den Bronchialzweigen fehlen Knorpelstücke, dagegen erhält sich die Muskulatur bis an die Bronchiolen. Vom Bindegewebe bleibt zuletzt, an den Alveolen, nur eine sehr zarte Grenzlamelle mit eingelagerten feinen elastischen Fasernetzen erhalten.

Zwischen den Verzweigungsbezirken der Bronchienäste, die man als Lungenläppchen (Lobuli) bezeichnet, findet sich etwas reichlicher interlobuläres Bindegewebe, welches die Läppchen mit dem Perichondrium der Bronchien und mit dem Peritoneum verbindet. An allen drei Orten kommen Lymphknötchen vor (siehe über deren Bau bei Darm). Das Peritoneum (Brustfell) besteht aus einem platten Endothel, einer elastischen Grenzlamelle und einer dünnen Lage straffen Fasergewebes mit eingelagerten elastischen Fasern.

Im interlobulären Bindegewebe findet sich beim Menschen vielfach Kohle in Form feiner Körnchen aufgespeichert (sog. Lungenpigment), die bei der Atmung in die Alveolengänge gelangte und von Leukocyten unter Durchbrechung des Epithels aufgenommen und ins Bindegewebe verschleppt wurde. In den Bronchiolen und grösseren Gängen erfolgt in gleicher Weise eine Aufnahme der eingeatmeten Kohlenteilchen durch die Leukocyten, doch werden letztere hier infolge der lebhaften Wimperung nach aussen geführt und ausgestossen.

Innerviert wird die Lunge vom Vagus und Sympathicus aus. Die pulmonalen Zweige dieser Nerven bilden gangliöse Geflechte, welche vor allem die Muskulatur der Bronchien und der Gefässe innervieren, aber auch Fasern ins Flimmerepithel senden und interalveolär reich entwickelt sind. Beziehungen zum respiratorischen Epithel der Alveolen sind nicht bekannt.

Blutgefässe. Zweierlei Gefässe sind in der Lunge zu unterscheiden: die Lungengefässe mit respiratorischer Funktion und die Bronchialgefässe mit nutritiver Funktion. Die ersteren folgen im wesentlichen dem Verlauf der Bronchien, teilen sich nur rascher und gehen zuletzt über in sehr enge Kapillarnetze im Umkreis der Alveolen. Aus den Netzen entstehen die Venen, die selbständigere Wege verfolgen. Die Bronchialgefässe breiten sich an den Bronchien und Pulmonalgefässen aus, die Arterien besonders reich umspinnend. Sie stehen mit den Pulmonalgefässen durch Anastomosen in direktem Zusammenhang.

Da die Kapillaren nur aus einer platten Endothelschicht bestehen, so ist die Scheidewand, welche den lufthaltigen Alveolenraum vom Kapillarlumen trennt, eine äusserst dünne, nur etwa ein μ stark. Durch diese Wand hindurch erfolgt die Abgabe von Kohlensäure von Seiten des Blutes und die Aufnahme von Sauerstoff aus den Alveolen in nicht genau bekannter Weise. Die Atmung entfernt die kohlensäurehaltige Luft aus den Alveolen und führt frische sauerstoffreiche ein. Durch die Blutcirkulation wird das arteriell (sauerstoffreich) gewordene Blut innerhalb der Pulmonalvenen zum Herzen und von diesem in die übrigen Organe geführt, während das venöse (kohlensäurereiche) Blut in den Pulmonalarterien zu den Alveolenkapillaren hinströmt.

Bei Betrachtung des feineren Baues der Gefässe sei mit

den Arterien (Fig. 667) begonnen. An diesen sind zu unterscheiden: das innere Endothel, die Tunica intima, media und externa (adventitia). Das Endothel tritt sehr deutlich hervor und besteht aus flachen Zellen, die in der Längsrichtung des Gefässes lang ausgezogen sind und gleichfalls längliche Kerne enthalten. Die zarte Intima wird von Fasergewebe mit eingestreuten Bindezellen und elastischen Netzen gebildet. Darunter folgt eine dicke Lage cirkulären Muskelgewebes, das im Verein mit elastischen Fasern, die gleichfalls cirkulär verlaufen und sich untereinander dicht netzartig verbinden, die Media bildet. Je eine Schicht cirkulärer Muskelfasern wechselt ab mit einer durchbrochenen elastischen Lamelle; von beiderlei Elementen ist eine grössere Zahl vorhanden. Die Muskelfasern sind glattfibrillär struiert und umschliessen den Kern, wie es bei der Darmmuskulatur der Fall ist (siehe dort). Die dicke Externa, welche in das umgebende Bindegewebe übergeht, besteht aus straffem Fasergewebe mit eingestreuten Zellen und elastischen Fasern.

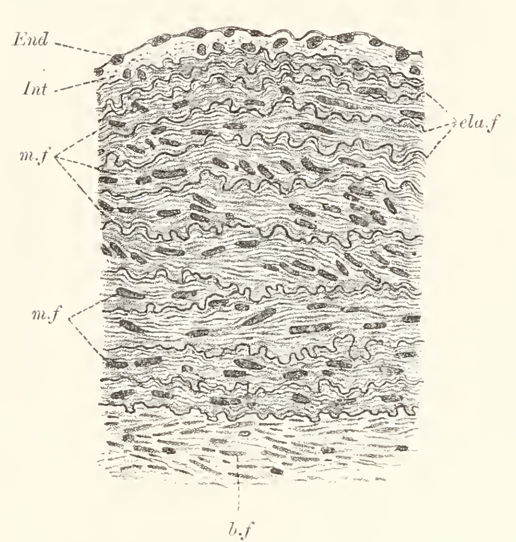


Fig. 667. *Lepus cuniculus*, Arteria pulmonalis, Stück eines Querschnitts derselben. *End* Endothel, *Int* Intima, *m.f* und *ela.f* Muskelfasern und elastische Fasernetze der Media, *b.f* Bindefasern der Adventitia.

Die Venen zeigen denselben Bau und unterscheiden sich nur durch schwächere Ausbildung der Media und Externa. Durch allmähliches Schwinden der verschiedenen Schichten bis auf das Endothel gehen aus den Arterien und Venen die Kapillaren hervor (siehe oben).

Dünndarm (*Felis domestica* Briss.).

Am Querschnitt des Dünndarms (Fig. 668) sind zu unterscheiden: die innere Schleimhaut (Mucosa), die Unterschleimhaut (Submucosa), die Muskelhaut und das Peritoneum. Am kompliziertesten gestaltet ist die Schleimhaut. Sie entwickelt gegen das Darmlumen hin fingerartige Papillen (Zotten) und wird gebildet von der bindegewebigen Tunica propria (eigentliche Schleimhaut) und vom Enteroderm (Darmepithel). Letzteres sendet zwischen den Zotten schlauchförmige Ausstülpungen, die Lieberkühn'schen Krypten, in die Propria hinein, die fast bis zur Submucosa vordringen und in weit grösserer Zahl als die Zotten vorkommen. In der Propria, unmittelbar unter den Kryptenbasen, findet sich eine dünne Muskellage (Muscularis mucosae).

Enteroderm (Fig. 669). Das Enteroderm überzieht als einschichtiges Epithel die Zotten und senkt sich zwischen diesen, am Grund

der Darmwand, in die LIEBERKÜHN'schen Krypten hinein, von denen eine bis zwei auf dem Darmquerschnitt zwischen zwei Zotten zu liegen kommen. Es sind kurze gestreckte Tubuli, die sich in seltenen Fällen gabeln und sich so dicht, auch unterhalb der Zotten, unter welche sie sich schieben, verteilen, dass nur spärliches Gewebe zwischen ihnen entwickelt ist. Strukturell ist kein Unterschied zwischen dem Epithel der Zotten und der Krypten nachweisbar. Beide bestehen aus Nährzellen (Stäbchenzellen) und aus becherförmigen Schleimzellen (Becherzellen), welch letztere in weit geringerer Anzahl als die ersteren vorhanden sind. Die Form der Nährzellen ist eine schlank cylindrische; an den Zotten, besonders am Zottenende, erscheinen sie distal leicht verbreitert, umgekehrt in den Krypten, besonders am Grund (Fundus) derselben, an dem sie auch von geringerer Höhe sind, distal leicht verschmälert. Der Kern liegt basal; in den Krypten beobachtet man reichlich mitotische Zellteilungen, während sie auf den Zotten nur selten nachweisbar sind. Der Kern rückt bei der Teilung in mittlere Zellhöhe; die Längsachse der Spindel stellt sich senkrecht zur Längsachse der Zellen ein. Die bei der Teilung neu entstehenden Elemente bewirken eine Verschiebung des Kryptenepithels gegen die Zotten hin, deren Epithel der Abnutzung unterliegt und daher regeneriert werden muss. Somit erweisen sich die Krypten als Regenerationsherde des Zottenepithels (BIZZOZERO). Eine andere Bedeutung kommt jedoch bei vielen Säugern und beim Menschen dem Kryptenfundus zu, an dem einerseits Mitosen fehlen, andererseits einzelne, etwas plumpere, Zellen mit körnigem Inhalte vorkommen, die als PANETH'sche Körnerzellen bezeichnet werden und eine besondere Drüsenzellform (Eiweisszellen) repräsentieren. Bei der Katze sind diese Körnerzellen nicht nachweisbar und Mitosen finden sich auch am Fundus.

Fig. 668. *Felis domestica*, Stück des Dünndarmquerschnitts eines jungen Tiers. *schl.z* und *stn.z* Schleim- und Stäbchenzellen des Enteroderms, *m.f* Muskelfasern der Zotten, *Kry* LIEBERKÜHN'sche Krypte, *M.Muc* Muscularis Mucosae, *Subm* Submucosa, *Ge* Gefäss derselben, *Rg.* und *Lä.M* Ring- und Längsfaserlage der Muskelhaut, *End* peritoneales Endothel, N_1 MEISSNER-scher Plexus submucosus, *N* AUERBACH-scher Nervenplexus.

Strukturell schliessen sich die Nähr- und Becherzellen eng an die vom Frosch aus dem Dünndarm beschriebenen Elemente an. An den ersteren unterscheidet man einen Stäbchensaum, der sich abweichend vom Sarc färbt, und aus Fortsetzungen der Sarcfäden, die

untereinander in membranöser Verbindung stehen, sowie aus einer Füllmasse innerhalb der Alveolen besteht. Im Sarc sind ausser Längsfäden auch Körnchen in geringer Menge festzustellen. Bei Resorption von Fettsubstanzen, die übrigens an die Zotten gebunden erscheint, treten Fettkörner oder -tropfen reichlich auf, die aber nicht direkt dem Darmlumen entnommen, sondern als Dissimilationsprodukte spezifischer Chondren aufzufassen sind. Dicht unter dem Stäbchensaum ist in mittlerer Lage ein Diplochonder nachweisbar (ZIMMERMANN). Der Saum nimmt gegen die Krypten hin an Höhe ab und verschwindet in den Krypten selbst vollständig. — An den Becherzellen ist ein basaler schmaler Fuss, der den Kern enthält, vom distalen geschwellten Becher, der abgerundet endet, zu unterscheiden. Am Becher sind die Schleimkörner, die sehr leicht verquellen, aussen von einer dünnen Theka umhüllt; im Innern des Bechers finden sich nur wenige Fäden, von denen einer einen Diplochonder trägt (ZIMMERMANN). Auch die Becherzellen nehmen in den Krypten an Höhe ab, verhalten sich färberisch hier etwas abweichend und zeigen nicht selten Teilungsfiguren, die auf den Zotten vermisst werden.

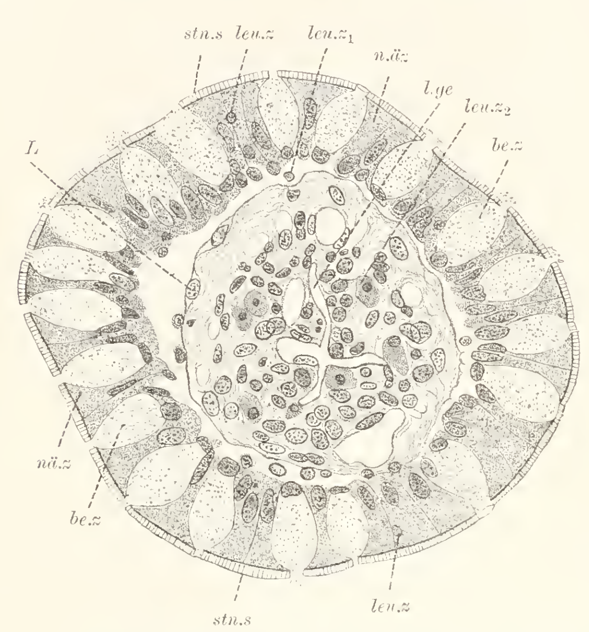


Fig. 669. *Homo*, Querschnitt einer Dünndarmzotte (nach v. EBNER). *nä.z* Nährzellen, *be.z* Becherzellen, *stn.s* Stäbchensaum, *leu.z* und *leu.z*$_1$ Leukocyten im und unter dem Epithel, *leu.z*$_2$ grosse Leukocyten (sog. Megalocyten), *L* Grenzlamelle mit Kern, *l.ge* Lymphgefäss.

Zwischen sämtlichen Epithelzellen finden sich Schlussleisten und Intercellularlücken, in welchen reichlich Leukocyten vorkommen. Die Schlussleisten erweisen sich an dünnen Schnitten bei weit differenzierter Eisenhämatoxylinschwärzung als Reihen von Körnern, die durch eine Kittsubstanz verbunden werden. Zwischen den Zellen sind zarte Brücken nachweisbar.

Der entopleurale Teil der Schleimhaut besteht aus Bindegewebe, Muskulatur, Gefässen, Nerven und Lymphknoten. Das Bindegewebe ist als netziges Fasergewebe entwickelt, in dessen Maschen viel Leukocyten vorkommen (sog. cytogenes oder adenoides Gewebe). Elastische Fasern kommen in der eigentlichen Propria nur in geringer Menge, Netze bildend, vor und fehlen in den Zotten ganz. Gegen das Epithel hin ist das Bindegewebe von dichterer Beschaffenheit und grenzt sich vom Epithel selbst durch eine sehr zarte

Grenzlamelle scharf ab. Im bindigen Fasernetz liegen verästelte Bindezellen, welche die Bildner desselben vorstellen. Die Grenzlamelle ist wahrscheinlich im Bereich der Zotten von Lücken durchbrochen (EBERTH). Ueber die Zottenmuskeln und Gefässe siehe unten.

Die Muscularis mucosae findet sich unmittelbar unter den Krypten an der Grenze der Propria zur Submucosa. Sie besteht aus einer inneren schwachen cirkulären und einer äusseren stärkeren Längsfaserlage, die beide strukturell völlig mit der Muskelhaut übereinstimmen (siehe unten). Von der Ringschicht aus dringen Muskelfasern in die Zotten vor (Zottenmukulatur), verlaufen hier bis gegen das Zottenende und enden an der Grenzlamelle. Zwischen den Fasern beider Lagen fallen an entsprechend behandelten Präparaten reichlich elastische Fasern auf, die im Sinne der Muskelfasern verlaufen und netzig verbunden sind. Die Zottenmuskulatur entbehrt der elastischen Fasern.

Die Submucosa besteht aus typischem Fasergewebe, dessen Fasern bündelweis und sich kreuzend, vorwiegend flächenhaft, verlaufen und reichlich mit elastischen Fasern untermischt sind. Bindezellen von mannigfaltiger Gestalt sind leicht festzustellen. Ein nervöser Plexus, der aus einzelnen Nervenzellen, Gruppen solcher, sowie aus Faserzügen besteht (MEISSNER'scher Plexus subumcosus), verteilt sich in der ganzen Submucosa. Neben multipolaren Zellen kommen auch unipolare vor. Die abgehenden, einer Myelinscheide entbehrenden, Axone innervieren die Gefässe und Muskelfasern und bilden in den Zotten ein reiches Geflecht, dessen Zweige bis zum Epithel vor-, doch nicht in dieses eindringen.

Von den Gefässen verlaufen die grösseren Stämme (Arterien und Venen) in der Submucosa und geben Zweige in die Zotten ab, welche sich in ein Kapillarnetz (Fig. 670 A) auflösen, das den Uebergang der Arterien in die Venen vermittelt. Ueber den feineren Bau der Gefässe siehe bei Lunge. Lymph-(Chylus-) gefässe finden sich in der Submucosa und Propria reichlich; in den Zotten kommt ein mittelständiges Gefäss vor, das von der Muskulatur umgeben wird. Die Wandung der Lymphgefässe besteht nur aus einem platten Endothel; im Lumen finden sich Leukocyten. Die Anwesenheit letzterer im Bindegewebe wurde schon erwähnt; es finden sich hier auch Lymphzellen mit eosinophilen Körnern (Mastzellen), deren Inhalt nach dem Ernährungszustande an Menge schwankt (R. HEIDENHAIN).



Fig. 670 A. *Mus musculus*, Zottengefässe (injiciert). Nach v. EBNER.

Lymphknoten (Follikel) kommen einzeln oder gruppenweis als PEYER'sche Haufen, vorwiegend in der rektalwärts gelegenen Region des Dünndarms, vor und nehmen den Raum zwischen Enteroderm und Muscularis vollständig ein. Sie bestehen aus einem Gerüst von netzigem Fasergewebe, in dessen Maschen sich Leukocyten in

bedeutender Menge anhäufen; ferner aus feinen Blutgefässen, welche mit einem. im Umkreis der Follikel entwickelten, reichen Gefässnetz zusammenhängen. Lymphgefässe finden sich nur peripher in reicher Entwicklung als abgeplattete sinusartige Räume, die ein Endothel besitzen. Im Innern der Knoten liegen bei jugendlichen Tieren kugelige Keimcentren (Sekundärknötchen), welche einzelne sarcreiche Keimzellen mit grossen Kernen und in deren Umgebung eine dichte Zone kleiner Leukocyten enthalten. Letztere gehen aus den Keimzellen durch mitotische Teilung hervor; die Keimzellen selbst wieder sind vielleicht enterodermalen Ursprungs. In der Umgebung des Follikels bildet das Bindegewebe eine dichte Faserhülle, die auch elastische Fasern enthält.

Muskelhaut (Muscularis des Darmes). Die Muskelhaut besteht aus einer äusseren kräftigen Längsfaserlage und einer inneren viel stärkeren Ringfaserlage. Beide werden von glatten Fasern gebildet, die auf dem Querschnitt rund sind und von einem feinen bindigen Fasernetz (Perimysium) mit reichlich eingelagerten zarten elastischen Fasern verpackt werden. Intercellularbrücken zwischen den Muskelfasern fehlen durchaus; sie können durch das Bindegewebe, das auch vereinzelte Zellen und Blutkapillaren enthält, vorgetäuscht werden. Die Muskelfasern sind glattfibrillär, enden zugespitzt und zeigen den langgestreckten, nucleomreichen Kern zwischen den Fibrillen, ein wenig excentrisch, eingelagert. Dicht am Kern, entsprechend seiner mittleren Länge, liegt ein Diplochonder (LENHOSSEK), welcher sich gegen die Faserachse hin wendet.

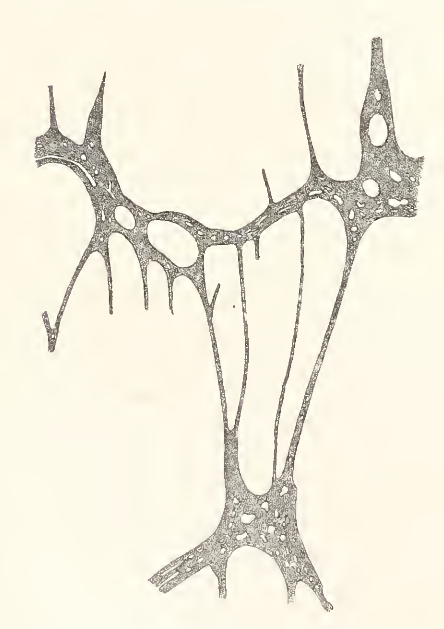


Fig. 670 B. *Homo* (Kind). AUERBACH'scher Nervenplexus vom Dünndarm. Nach v. EBNER.

An der Grenze beider Muskellagen breiten sich Gefässe und zugleich ein dichter Nervenplexus (Fig. 670 B) von charakteristischem siebartigem Bau (AUERBACH'scher Nervenplexus) aus, der mit dem Plexus submucosus zusammenhängt. Er besteht aus kräftigen Nervenstämmchen und Ganglien, in welch letzteren sich pericelluläre Endgeflechte von cerebrospinalen, durch die dorsalen Wurzeln aus dem Rückenmark (STEINACH) austretenden, Nervenfasern nachweisen liessen. Die Dendriten der Plexuszellen zeichnen sich durch besondere Länge aus; die Axone, welche einer Myelinscheide entbehren, treten in die Muskellagen ein und zweigen sich hier auf, wobei die Zweigenden mit leichter Anschwellung an den Muskelfasern auslaufen.

Das Peritoneum ist nur schwach entwickelt. Es besteht aus der straffen Faserhaut (Serosa), die elastische Fasern reichlich

enthält, aus einem platten Endothel, dessen Zellen durch Schlussleisten verbunden sind, und aus einer dünnen, unter dem Endothel gelegenen, elastischen Grenzlamelle. Blutgefässe kommen spärlich vor.

Magen (*Felis domestica* Briss).

Die mittlere Region des Magens (Fig. 671), sowie der Fundus, enthalten in der Schleimhaut schlanke unverästelte tubulöse Drüsen, welche als Magensaftdrüsen (Lab- oder Fundusdrüsen) bezeichnet werden und sich von den Drüsen der Pylorusregion unterscheiden. Hier werden nur die Magensaftdrüsen genauer betrachtet; in Hinsicht auf das Magenepithel siehe bei der Salamanderlarve Näheres; über die Entopleura siehe bei Dünndarm. Zur Orientierung diene folgendes.

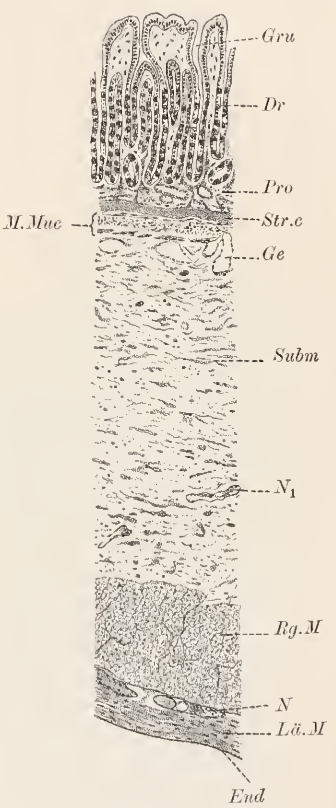


Fig. 671. *Felis domestica*, Stück eines Längsschnitts der Magenwand. *Gru* Magengrube, *Dr* Labdrüse, *Pro* Propria, *Str.c* Stratum compactum derselben, *M.Muc* Muscularis Mucosae, *Subm* Submucosa, *Ge* Gefäss, N_1 Meissner'scher, *N* Auerbach'scher Nervenplexus, *Rg.* und *Lä.M* Ring- und Längsfaserlage der Muskelhaut, *End* Endothel des Peritoneums.

Die Schleimhaut (Mucosa) des Magens bildet feine leistenartige, zu Netzen geordnete, Erhebungen, welche die Magengruben, in denen die Drüsen ausmünden, umgeben. Leisten und Gruben sind vom spez. Magenepithel, das allein aus Magenzellen besteht, überkleidet und werden von schmalen Fortsetzungen der Tunica propria getragen, in die auch dünne, von der Muscularis mucosae abzweigende, Muskelfaserbündel aufsteigen. In die eigentliche Propria senken sich die schlanken, gestreckt verlaufenden und dicht nebeneinander gestellten, Drüsen bis in einige Entfernung von der Muscularis ein. In dem spärlichen Gewebe zwischen den Drüsen, sowie zwischen den Grubenwänden, findet man ein zartes netziges Bindegewebe, das der elastischen Fasern fast ganz ermangelt, ferner reichlich aufsteigende dünne Arterien und absteigende, etwas dickere, Venen, die beide unter dem Magenepithel durch Kapillaren zusammenhängen und oberhalb der Muscularis sich zu grösseren, flächenhaft verlaufenden, Gefässen sammeln, die aus dem submucösen Gewebe eindringen, bez. sich in dieses begeben. Zarte Lymphgefässe umspinnen netzig die Drüsen und hängen mit den gröberen Gefässen der Submucosa zusammen. Unmittelbar in Umgebung der Drüsen und des Magenepithels liegt eine zarte Grenzlamelle.

Zwischen der Muscularis mucosae und den basalen Drüsenenden bildet die Propria eine selbständige Lage, welche die flächenhaft

verlaufenden Gefässe, stärkere Lymphbahnen, kleine Lymphknötchen und voluminöse PEYER'sche Haufen, sowie elastische Fasernetze, ferner unmittelbar über der Muscularis eine kräftige kompakte Schicht von bindigem Fasergewebe, die sich scharf abhebt, enthält (Stratum compactum). Die Muscularis besteht aus einer inneren schwachen Längs- und einer kräftigen mittleren Ringmuskellage; ausserdem kommen noch äussere Längsfaserbündel vor, die bereits in die Submucosa eingesenkt erscheinen. Uebrigens ist der Verlauf der Muskeln je nach der Magenregion Schwankungen unterworfen.

Die Submucosa ist mächtig entwickelt und enthält in einem lockeren Fasergewebe, dem elastische Fasern untermischt sind, neben Blutgefässen und reichlich entwickelten Lymphbahnen, den lockeren MEISSNER'schen Nervenplexus. Gegen aussen hin folgt die dicke Muskelhaut vom bekannten Bau, in welche der AUERBACH-sche Nervenplexus eingelagert ist. Als peritoneale Begrenzung des Darmes schliesst sich die Serosa und zu äusserst ein zartes Endothel an. Betreffs aller strukturellen Einzelheiten siehe bei Dünndarm.

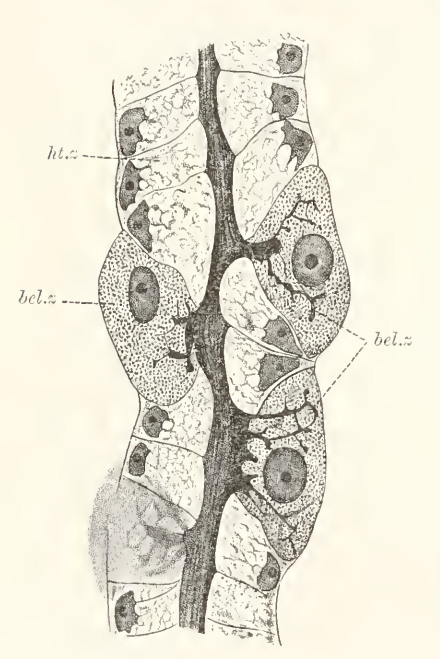


Fig. 672. Stück einer mit Silber imprägnierten Labdrüse, nach ZIMMERMANN. *ht.z* Hauptzellen, *bel.z* Belegzellen.

Die schlanken Magensaftdrüsen beginnen dicht gestellt am Boden der Magengruben, nehmen gegen den Fundus hin wenig an Stärke zu und verzweigen sich nur selten. Sie bestehen aus zweierlei Drüsenzellen (Fig. 672): aus den Hauptzellen, welche an Menge bedeutend überwiegen, und aus einzeln eingestreuten Belegzellen, die sich nur am Drüsenhals reichlicher anhäufen und hier an Zahl den Hauptzellen fast gleich kommen. Sie stehen hier auch im gleichen Niveau wie diese; weiter abwärts jedoch buchten sie die zarte Grenzlamelle gegen aussen vor und werden von den Hauptzellen gegen das Drüsenlumen hin überlagert, so dass sie scheinbar vom Lumen ganz gesondert sind. Indessen setzt sich das Lumen gegen die Belegzellen hin in Form eines engen Sekretganges fort, der besonders bei GOLGI-Schwärzung scharf hervortritt. Bei gleicher Behandlung werden auch verästelte intracelluläre Sekretkapillaren, sog. Korbkapillaren, in den Belegzellen sichtbar, die in die Sekretgänge einmünden. Durch diese Kapillaren unterscheiden sich die Belegzellen auffallend von den Hauptzellen; ferner auch durch niedrig konische, auf dem Längsschnitt fast dreieckige, Form, durch den Besitz von oft zwei oder mehr Kernen, durch geringe Färbbarkeit des körnigen Inhalts und grosse Resistenz. Die Hauptzellen sind dagegen zarter Natur und gehen beim Absterben der Drüsen rasch zu Grunde; sie zeigen niedrig cylindrische, durch die

Belegzellen stark beeinflusste, Form und enthalten reichlich Körner verschiedener Grösse, die sich mit sauren Farbstoffen leicht färben. Bei Toluoidinfärbung ist das basale Sarc, in dem die jungen Sekretkörner auftreten, blau, das distale, von reifen Sekretkörnern erfüllte, grün gefärbt; die Belegzellen bleiben dabei vollkommen blass. Ueber feinere Gerüststrukturen ist bei beiden Zellarten nichts genaueres auszusagen. Die Sekretkörner der Hauptzellen enthalten das Pepsinogen, aus dem, nach der Entleerung der Körner in das Drüsenlumen, das Pepsin entsteht (Langley). Von den Belegzellen soll die Säure des Magensaftes abgesondert werden (R. Heidenhain).

Leber (*Lepus cuniculus*).

Die feineren Strukturen der Leberzellen unterscheiden sich bei den Säugern nicht wesentlich von denen der Salamanderlarve, so dass auf das betreffende Kapitel bei den Amphibien verwiesen werden kann. Dagegen ist die formale Ausbildung der Leber eine wesentlich abweichende, worauf hier, sowie auf die Ausbildung von Bindegewebe, Nerven und Gefässen, näher eingegangen werden soll. Das charakteristische Moment der Säugerleber, das allen anderen Vertebraten abgeht, liegt in der Bildung der Leberläppchen (Leberinseln, Fig. 673), die besonders beim Schwein scharf gesondert sind, bei den anderen Formen minder deutlich hervortreten. Die Bildung der Inseln erscheint bedingt durch das abführende Blutgefässsystem (Lebervenen). Die Anfangsstücke der Lebervenen sind alle gleichweit in den Leberlappen verteilt und von einem radialen System von Leberbalken und Blutkapillaren umgeben, so dass sie die Centralgefässe der Läppchen bilden, an deren Aussenflächen die Gallengänge, die zuführenden Venen (Pfortaderzweige) und die Arterien verlaufen. Diese Gänge und Gefässe liegen in schmalen Zügen von Bindegewebe, welche die Inseln einscheiden; sie verlaufen interlobulär, die Centralvenen dagegen intralobulär. Während beim Schwein das interlobuläre Bindegewebe reich entwickelt ist und kapselartige Fächer um die einzelnen Läppchen bildet, diese also scharf von einander sondert, beschränkt es sich beim Kaninchen auf begleitende Züge längs

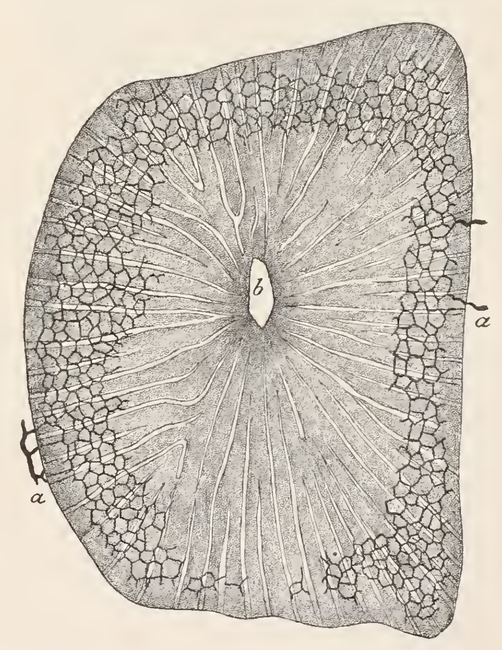


Fig 673. *Lepus cuniculus*, Querschnitt eines Läppchens einer vom Gallengang aus mit Berlinerblau injicierten Leber. *a* Interlobuläre Gallengänge in Zusammenhang mit dem Gallenkapillarnetz d. Läppchens, *b* Centralvene. Nach v. Ebner.

der interlobulären Gefässe und Gänge und es verfliessen die einzelnen Läppchen in den Zwischenräumen untereinander.

Ein jedes Leberläppchen stellt ein System netzig anastomosierender, sich teilender, vorwiegend aber gestreckt radial verlaufender, Balken vor, die im Umkreis der Centralvene beginnen und peripher in die Gallengänge einmünden. Ein tubulöser Bau, der, trotz ausserordentlich engen Lumens, bei den Amphibien an den Leberbalken noch nachweisbar bleibt, ist hier vollständig verwischt. Den Balken fehlt ein centrales Lumen; es kommen nur äusserst feine Sekretkapillaren in mannigfacher Anordnung an den Berührungsflächen der Leberzellen vor (Fig. 674), die ein dichtes Netz bilden. Im Vergleich zu den Amphibien erweist es sich entstanden durch reiche Anastomosenbildung der Seitenkapillaren, die bei der Salamanderlarve von den Centralkapillaren abzweigen und zum Teil frei enden. An jeder Kontaktfläche zweier Leberzellen verläuft nur eine Kapillare; die den Blutkapillaren zugewendeten Flächen, die als basale aufzufassen sind, entbehren der Gallenkapillaren. Zwischen den Leberbalken finden sich Netze von Blutkapillaren, die einerseits in die Centralvene, andererseits in die Pfortaderäste, einmünden (siehe unten); ausserdem äusserst spärliches Bindegewebe und Nerven.

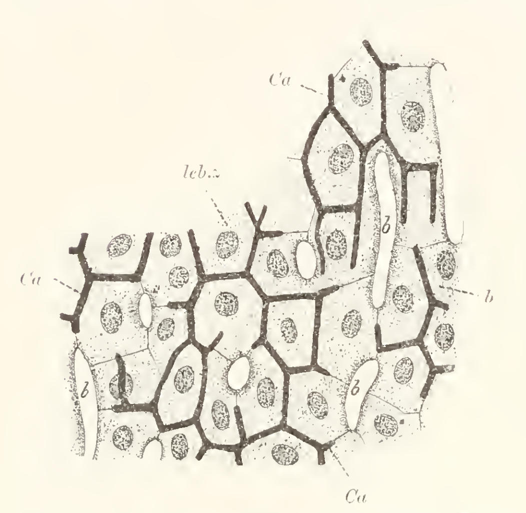


Fig. 674. *Lepus cuniculus*, Teil eines Querschnitts eines Leberläppchens. *leb.z* Leberzelle, *Ca* Gallenkapillaren, *b* Blutkapillaren. Nach v. EBNER.

Die Leberbalken werden von den Leberzellen gebildet, welche sehr selbständig erscheinen und einzeln den Querschnitt eines Balkens ganz einnehmen. Jede Zelle bildet den Knotenpunkt einer Balkenverzweigung und zeigt Berührungsflächen mit anderen Leberzellen in der Längsrichtung der Balken, sowie entsprechend den Verzweigungen; sie grenzt derart mit etwa 6—8 Flächen an andere Leberzellen und zeigt ausserdem etwa vier rinnenartig vertiefte Flächen, längs deren die Blutkapillaren verlaufen. Diese Flächen sind als basale, die übrigen als laterale, aufzufassen; die direkt ans Lumen der Gallenkapillaren stossenden, äusserst schmalen, Flächen repräsentieren insgesamt die distale Endfläche. Diese eigentümliche Ausbildung der Leberzellen erscheint, im Vergleich zur Amphibienleber, durch die besondere Anpassung der Leberzellen an die Blutkapillaren bedingt. Nicht allein die Zelloberfläche ist eigenartig umgeformt, sondern auch die basale; beide repräsentieren Summen zusammenhängender schmaler Streifen, von denen die distalen weit schmäler als die basalen sind. Im groben zeigt jede Zelle polyedrische Form, doch überwiegt zumeist ein Durchmesser, der im Läppchen radial zur Centralvene

gestellt ist (Längsdurchmesser) und Ursache für die scheinbare Ausbildung von radial verlaufenden Leberbalken ist. In Wirklichkeit ist der Bau des Lebergewebes ein netziger, unter Bevorzugung radial gestellter Netzmaschen, die länger sind als die anders orientierten. — Hinsichtlich der feineren Zellstrukturen sei nur das regelmässige Vorkommen zweier Kerne hervorgehoben.

Zwischen den Leberbalken verlaufen die Blutkapillaren, die aus den Pfortadervenen entspringen und in die Centralvene einmünden. Sie füllen die engen Lücken zwischen den Balken vollständig aus; nur ein äusserst zartes Gitter leimgebender Bindefasern (Fasergitter) mit sehr vereinzelten zugehörigen Zellen schiebt sich, als adventitielle Lage der Kapillaren, zwischen die Wand letzterer und die Leberzellen. In Umgebung der Centralvene erscheint diese Adventitia, soweit die Ursprünge der Lebervene in Betracht kommen, kaum verdickt; auch die Media tritt erst allmählich auf. Die Kapillarwände selbst zeigen ein bemerkenswertes Verhalten. Man unterscheidet eine anscheinend strukturlose Membran (sog. Grundlamelle) und gegen innen anliegende ellipsoide, leicht vorspringende, Kerne, die von einer dünnen, oft körnerhaltigen, Sarcschicht eingehüllt werden. Diese Sarcschicht setzt sich in verästelte Fortsätze fort, die sich auf der Membran in der Nähe der Kernregion ausbreiten und allmählich undeutlich werden. Derart entsteht das Bild sternförmig verästelter Zellen auf der Grundlamelle (sog. Kupffer'sche Sternzellen), die aber von der Lamelle nicht scharf zu sondern sind, sondern nur Reste indifferenzierten Sarcs vorstellen. Die Form dieser Reste wechselt sehr; manchmal sind nur Spuren davon zu erkennen, in anderen Fällen erscheinen sie ansehnlicher entwickelt. Zellgrenzen sind nicht nachweisbar. — Die Endothelzellen sind Phagocyten; man findet in ihnen gefressene Blutkörper oder Trümmer solcher; auch injizierte Farbstoffe werden aufgenommen.

Die interlobulären Gallengänge (Zweige des Ductus hepaticus) begleiten, mitsamt den Arterien, die Aeste der Vena portae und sind mit beiden zusammen in besondere bindegewebige Hüllen, sog. Glisson'sche Kapseln, eingeschlossen. Ueber den Bau des Gangepithels siehe bei Amphibien; jeder Gang wird von einer faserigen Lamelle mit Bindezellen und elastischen Netzen umgeben. Die Gänge sammeln sich nach und nach zum Ductus hepaticus, der aus der Leber austritt, den Gallenblasengang (Ductus cysticus) aufnimmt und nun als Ductus choledochus zum Dünndarm verläuft und in diesen einmündet.

Vom Gefässsystem der Leber ist noch hinsichtlich der Arterien zu erwähnen, dass deren Verzweigungen zumeist die Pfortader- und Lebervenen umspinnen und vermittelst Kapillaren mit Zweigen der Pfortadervenen zusammenhängen. Nur ein geringer Teil der arteriellen Kapillaren öffnet sich in das venöse intralobuläre Kapillarsystem.

Die Lymphgefässe der Leber erscheinen an das interlobuläre Bindegewebe gebunden; intralobuläre Bahnen in Umgebung der Blutkapillaren sind nicht mit voller Sicherheit festgestellt.

Die Nerven der Leber stammen vom Sympathicus und Vagus und begleiten vorzüglich die Arteria hepatica. Sie enthalten auch kleine Ganglien eingelagert. Die Nervenfasern bilden einerseits Geflechte im Umkreis der Gefässe und auch der Gänge, zwischen deren Epithelzellen Endfäserchen eindringen; andererseits begeben sie

sich in die Läppchen und bilden feine Nervennetze in Umgebung der Leberzellen, während freie Enden fehlen sollen (KOROLKOW).

Röhrenknochen.

Die Röhrenknochen der Extremitäten sind schlanke cylindrische Gebilde mit verdickten abgerundeten Enden. Man unterscheidet an ihnen den hohlen Knochenschaft (Diaphyse) von beiden Gelenkenden (Epiphysen). Die Gelenkenden sind von einer dünnen Knorpellage (Gelenkknorpel) überkleidet. Seitlich wird der Knochen von der Beinhaut (Periost) umgeben, die sich auch auf den Knorpel fortsetzt (Perichondrium) und in das angrenzende Bindegewebe übergeht. Die Verbindung der Knochen untereinander wird durch die Gelenkkapseln vermittelt, welche Bildungen des Bindegewebes sind. Im Innern des Knochens findet sich ein lockeres Bindegewebe (Knochenmark), das mit dem periostalen durch zahlreiche feine Verbindungen zusammenhängt. — Hier wird zunächst der eigentliche Knochen, dann der Knorpel, das Bindegewebe mit den Gefässen und Nerven, zuletzt die Entwicklung des Knochens besprochen.

Fig. 675. *Homo*, Segment eines Querschliffes von einem Metacarpus. *c* HAVERS'sche Kanäle, *au.L* äussere Grundlamellen, *i.L* innere Grundlamellen, *in.L* interstitielle Lamellen, *x* Grenzlinien der Lamellen, *z* Knochenzellen. Nach KÖLLIKER.

Knochen. Der Knochen besteht aus der äusseren Röhrenwand (Substantia compacta) und einem inneren Balkenwerk (Substantia spongiosa), in dessen Maschen das Knochenmark liegt. Die Substantia compacta (Fig. 675) wird von Kanälen durchzogen, welche in der Spongiosa fehlen, und die Verbindung des Markes nach aussen vermitteln. Es kommen Kanäle in zweierlei Ausbildung vor: erstens HAVERS'sche Kanäle, welche von Lamellensystemen der Knochensubstanz umgeben sind und vorwiegend longitudinal verlaufen, untereinander anastomosieren und sowohl nach aussen, als auch in die Markräume, münden; zweitens VOLKMANN-sche oder perforierende Kanäle, die vorwiegend auf den äusseren Teil der Substantia compacta (Grundlamellen, siehe unten) beschränkt und nicht von Knochenlamellen umgeben sind, unregelmässig und gewunden verlaufen und einerseits mit den HAVERS'schen Kanälen zu-

sammenhängen, andererseits nach aussen, nicht selten auch nach innen, münden. Beide Kanalarten, zwischen denen es Uebergänge giebt, enthalten Blutgefässe und werden deshalb auch Gefässkanäle genannt. An der Grenze der Diaphyse zur Epiphyse gehen die Kanäle ohne scharfe Grenze, sich erweiternd, in Markräume über.

Strukturell sind am Knochen die Knochensubstanz und die Knochenzellen zu unterscheiden. Die Knochensubstanz bildet Lamellen, welche zum Teil die Havers'schen Kanäle begleiten und konzentrisch umschliessen (Havers'sche Lamellen), zum Teil als selbständige, unregelmässig umgrenzte, Systeme sich zwischen die Systeme ersterer Lamellen einschieben (interstitielle Lamellen), zum Teil die äussere Region der Compacta als parallel zur Oberfläche verlaufende äussere Grundlamellen ausschliesslich einnehmen. Auch innere Grundlamellen kommen am Innensaum der Compacta, doch nicht immer, vor. Die Knochenzellen verteilen sich in allen Lamellen. Ihre Form ergiebt sich aus den Hohlräumen, innerhalb deren sie in der Knochensubstanz gelegen sind, und die als Knochenhöhlen bezeichnet werden. Die Knochenhöhlen sind spindelförmige, oft kürbiskernartig seitlich abgeplattete, Räume, deren längerer Durchmesser parallel zu den Schichtlinien der Lamellen liegt. Sie geben nach allen Seiten dünne Kanälchen ab, welche die Lamellen durchsetzen, sich verästeln und mit den Kanälchen anderer Höhlen kommunizieren. An den Höhlen hat man eine eigene Wandung von homogener Struktur (Grenzscheide) nachgewiesen. Zur Orientierung über die Anordnung und die Verbindungen der Hohlräume sind am geeignetsten Trockenschliffe, welche die Höhlen und Kanälchen mit Luft erfüllt zeigen, so dass sie scharf hervortreten. Die Kanälchen münden bei entsprechender Lage nach aussen, bez. in die Markräume oder in die Kanäle, aus. Die in den Höhlen gelegenen Knochenzellen senden feine Fortsätze in die Kanäle, die am jungen Knochen leicht nachweisbar sind, aber auch dem ausgebildeten nicht ganz fehlen. — Auch in der Spongiosa ist die Knochensubstanz lamellös ausgebildet und enthält die gleichen Knochenhöhlen und Kanälchen, wie in der Compacta.

Die Knochensubstanz besteht aus organischer, leimgebender Substanz (Ossein) und aus anorganischen Salzen, die etwa $^2/_3$ der Substanz trockener Knochen ausmachen. Das Ossein enthält Bindefibrillen (v. Ebner) und eine spez. Kochengrundsubstanz, an welche die Kalksalze gebunden sind. Die Fibrillen, die sich zu Fasern sammeln, verlaufen flächenhaft in den Lamellen, vorwiegend in zwei rechtwinklig zu einander gestellten Systemen, die zumeist unter 45° zur Längsachse der Kanäle, aber auch parallel und quer zu ihr orientiert sind (Kölliker). In unmittelbarer Nähe der Kanäle, sowie auch sonst vielfach, ist der Verlauf der Fasern ein unregelmässiger und eine Schichtung nicht nachweisbar. Neben diesen Fasern giebt es noch andere, welche vorwiegend rechtwinklig zu den Lamellen verlaufen, diese also durchbohren (Sharpey'sche oder durchbohrende Fasern). Sie kommen den äusseren Grundlamellen und interstitiellen Lamellen, soweit dieselben vom Periost aus gebildet werden (siehe unten), zu und strahlen in das Periost nach aussen aus. Auch elastische Fasern sind im Knochen nachgewiesen worden.

Die Grundsubstanz (Kittsubstanz) findet sich in geringer Menge zwischen den Fibrillen und ist Träger der Kalksalze (v. Ebner),

mit denen sie aufs innigste chemisch verbunden erscheint. Die Kalksalze sind in erster Linie basisch phosphorsaurer Kalk. Zwischen den Lamellen finden sich dünne Schichten, die nur aus Grundsubstanz bestehen (v. EBNER'sche Kittlinien).

Knorpel. Der an den Epiphysenenden entwickelte Gelenkknorpel ist hyaliner Knorpel, über dessen feinere strukturelle Beschaffenheit bei der Salamanderlarve nachzulesen ist. Die Zellen sind an der freien Gelenkfläche, parallel zu dieser, leicht abgeplattet, nehmen in den tieferen Lagen länglich runde Form an und erscheinen oft zu Gruppen geordnet; gegen den Knochen hin ordnen sie sich in Längsreihen an, die rechtwinklig zur rauhen Grenzfläche des Knochens stehen. Zugleich nehmen die einzelnen Zellen beträchtlich an Grösse zu (hypertrophischer Knorpel) und entwickeln im Sarc reichlich Körnchen, die sich färberisch gleich der Knorpelsubstanz verhalten.

Bindewebe, Gefässe und Nerven. Während das Perichondrium mit dem Knorpel auf das innigste zusammenhängt und allmählich in denselben übergeht, ist die Verbindung des Periosts mit dem Knochen eine verhältnismässig lockere und wird nur durch die Gefässe nebst dem begleitenden Bindegewebe in den Gefässkanälen, sowie durch die SHARPEY'schen Fasern, vermittelt. Das Periost ist eine straffe Faserhaut, der unmittelbar am Knochen stellenweis eine epithelartige Zellschicht anliegt, die aus Knochenbildnern (Osteoblasten) besteht (siehe bei Entwicklung). Man unterscheidet eine innere Faserlage, die durch ihren Reichtum an längsverlaufenden elastischen Fasern ausgezeichnet ist (Fibroelastica) und eine gefäss- und nervenreiche Adventitia, welche in das angrenzende Bindegewebe (Sehnen, Fascien, Gelenkkapseln) übergeht.

Das Perichondrium ist nur an den Seitenflächen der Gelenkknorpel, nicht an deren Berührungsflächen, ausgebildet und hängt zusammen mit dem Periost, wo dieses zugleich mit dem Knochen an der Epiphyse endet. Es ist arm an Gefässen und Nerven und besteht aus straffem Fasergewebe, das in Annäherung an den Knorpel diesem immer ähnlicher wird und direkt in denselben übergeht. Das Perichondrium repräsentiert die Matrix des wachsenden Knorpels; doch wächst letzterer auch im Innern durch Vermehrung der Knorpelzellen und durch Neubildung von Knorpelsubstanz (siehe bei Salamanderlarve).

Das Knochenmark, welches in den Röhrenknochen ein gelbe Färbung hat (gelbes Knochenmark), besteht vorwiegend aus Fettzellen, ausserdem aus spärlichem Fasergewebe, das an den Grenzflächen der Markräume als zusammenhängende dünne Haut (Endost) entwickelt ist. Die Fettzellen stellen bläschenförmige Elemente vor, deren Gerüst nur peripher erhalten ist und hier den Kern umschliesst, während das Innere von einem grossen Fetttropfen eingenommen wird. Das Mark der platten Knochen, der Rippen, Wirbel und aller jugendlichen Knochen insgesamt hat rötliche Farbe (rotes Knochenmark) und unterscheidet sich vom gelben durch geringen oder völlig mangelnden Gehalt an Fettzellen, an deren Stelle Lymphzellen (Fig. 676) verschiedener Art in grosser Menge vorliegen. Unter den Lymphzellen sind vor allem zu unterscheiden: die sog. Markzellen, die Leukocyten und Erythrocyten, sowie Formen, die in den Bildungskreis der Leukocyten und Erythrocyten gehören. Die Markzellen stellen den Ausgangspunkt für die Blutzellbildung vor, sind also, wie bei *Ammo-*

coetes und *Salamandra* (siehe die betreffenden Kapitel), als Hämatoblasten zu bezeichnen. Sie erscheinen bei den Säugern auf das Knochenmark, in dem allein Erythrocyten gebildet werden, beschränkt (daher Markzellen genannt), kommen jedoch bei manchen Formen auch der Milz zu. Es sind kleine Elemente, die fast nur aus dem runden dunkel färbbaren Kern bestehen und in dessen Umgebung allein eine dünne Sarcschicht zeigen. Sie entwickeln sich einerseits zu Leukocyten, andererseits zu Erythrocyten, wenigstens sind differente Bildungszellen für beide Blutzellarten nicht nachweisbar. Ein weisses Blutkörperchen entsteht einfach durch Wachstum von Sarc und Kern. Man trifft sog. uninucleäre Leukocyten mit rundem Kern und spärlichem Sarc; ferner multinucleäre oder polymorphe Leukocyten von etwas grösseren Dimensionen, deren Kern unregelmässige, lappige, tief ausgebuchtete oder auch ringförmige, Gestalt zeigt und gelegentlich in der Mehrzahl vorkommt. Abarten der Leukocyten sind die mit eosinophilen Körnern beladenen Mastzellen, ferner die basophilen Speicherzellen und die zu bedeutender Grösse anwachsenden Riesenzellen oder Myeloplaxen, welche einen besonders unregelmässig gestalteten Kern oder meist mehrere Kerne aufweisen, der Körnchen entbehren und als Osteoklasten funktionieren (siehe bei Knochentwicklung).

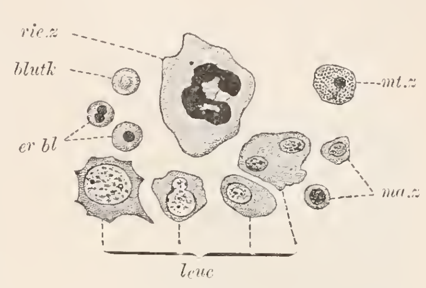


Fig. 676. Zellen des roten Knochenmarks, nach Stöhr. *ma.z* Markzellen (Haematoblasten), *leuc* Leukocyten, *mt.z* Mastzelle, *rie.z* Riesenzelle, *er.bl* Erythroblast, *blutk* kernloses Blutkörperchen.

Die roten kernlosen Blutkörperchen der Säuger entstehen aus den Hämatoblasten durch Vermittlung kernhaltiger Erythroblasten, die in Umgebung des kleinen sich mehr und mehr verdichtenden Kernes ein spärliches Sarc zeigen, das Hämoglobin enthält und demzufolge durch Eosin gefärbt wird. Die Zellform ist eine abgerundet scheibenförmige; das Sarc erscheint durchaus homogen. Der Erythroblast wird zur Erythrocyte durch Ausstossung des Kerns (Rindfleisch), der als kleiner kompakter Körper das Sarc verlässt und ausserhalb der Zelle ohne Zweifel zu Grunde geht. Die von Kölliker, Neumann und Pappenheim vertretene Ansicht einer Degeneration des Kerns innerhalb der Zelle dürfte nach Ehrlich gleichwohl zu Recht bestehen, da nach dem letztgenannten Forscher zwei Arten von Erythroblasten vorkommen, die sog. Normo- und Megaloblasten, von denen die ersteren Ausstossung, die letzteren Degeneration des Kerns in der Zelle, zeigen.

Bei Gelegenheit der Besprechung der Blutzellbildung soll auch auf die geformten Elemente des Blutes in den Gefässen näher eingegangen werden.

Im Blut der Säuger finden sich erstens weisse Blutzellen (Leukocyten), unter denen die bereits erwähnten kleinen, rundkernigen Zellen, die in spärlicher Zahl vorkommen, von den grösseren, formveränderlichen und polymorphkernigen, Wanderzellen oder Amöbocyten, die 77% aller weissen Blutzellen bilden, zu unterscheiden sind.

Zweitens kommen vor die roten Blutkörperchen, welche des Kerns entbehren (kernlose Erythrocyten), regelmässig begrenzte, elastische, kreisrunde Scheiben, die im mittleren Bereich jeder Fläche leicht ausgetieft sind, vorstellen und durch den Besitz des Blutfarbstoffes (Hämoglobin), welcher die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe vermittelt, ausgezeichnet sind.

Drittens finden sich die sog. Blutplättchen (Thrombocyten), die von sehr geringer Grösse, farblos, scheibenförmig, amöboid formveränderlich und äusserst vergänglich sind. Sie besitzen, wie Deetjen und Dekhuyzen nachwiesen, einen Kern. Ihre Entstehung ist noch unbekannt, doch leiten sie sich keineswegs von den roten Blutkörpern ab. Sie spielen bei der Blutgerinnung eine bedeutsame Rolle, da das Fibrin des geronnenen Blutes, wie es scheint, sich von ihnen ableitet.

Von Gefässen finden sich im Knochen teils oberflächliche, die im Periost und Perichondrium verbleiben, teils ins Mark eindringende, sog. Vasa nutritia, die durch die Gefässkanäle verlaufen und sich im Mark in ein Kapillarnetz auflösen. In den Kanälen ist immer eine enge Arterie mit einer weiteren Vene vergesellschaftet. Lymphgefässe sind auf die Adventitia des Periosts beschränkt.

Während das Periost an eigenen Nerven arm ist, dringen in den Knochen in Begleitung der Vasa nutritia reichlich Nerven ein, die zumeist vom Rückenmark, zum Teil auch vom Sympathicus, stammen.

Entwicklung. Der embryonal relativ spät auftretende Knochen entsteht vorwiegend an Stelle von Knorpel, welcher zunächst das Skelet allein bildet. Man bezeichnet die knorplig vorgebildeten Knochenstücke als primäre; die übrigen, zu denen vor allem Knochen des Schädeldachs und des Gesichts gehören, als sekundäre. Diese gehen direkt aus Bindegewebe hervor, werden daher auch Bindegewebsknochen genannt. Bei den primären oder Knorpelknochen sind zwei Bildungsweisen zu unterscheiden, die enchondrale und die perichondrale Ossifikation.

Die enchondrale Ossifikation (Fig. 677) beginnt mit Zerstörung des Knorpels. Sie wird eingeleitet durch Bildung von Verkalkungspunkten im Knorpel, an denen kein Wachstum mehr stattfindet, an denen dagegen die Knorpelzellen durch Wucherung ein grosszelliges Gewebe bilden und die Knorpelsubstanz verkalkt. In Umgebung solcher Verkalkungspunkte entsteht an der Peripherie des Knorpels aus dem embryonalen Bindegewebe das sog. osteogene Gewebe, das reich an jungen Zellen und an Gefässen ist und in den Knorpel unter Auflösung der verkalkten Grundsubstanz eindringt. Derart entsteht im Knorpel der sog. primordiale Markraum, der unter fortschreitender Verkalkung des Knorpels und Auflösung der verkalkten Teile an Grösse zunimmt. Die Knorpelzellen gehen bei der Einschmelzung zu Grunde (siehe unten weiteres), während die verkalkten Knorpelmassen noch zum Teil sich erhalten und als zackige Fortsätze in das Innere des Markraumes vorspringen. Die Zellen des osteogenen Gewebes differenzieren sich zum Teil in Fettzellen, in Markzellen (siehe oben) und in Knochenbildner (Osteoblasten). Die letzteren legen sich an die verkalkten Knorpelwände des Markraums epithelartig an und scheiden in deren Umkreis Knochensubstanz ab. Während diese an Menge zunimmt und derart die Spongiosa liefert, sinken Osteoblasten in den jungen Knochen ein und bilden hier die beschriebenen Knochenzellen. In den

Spongiosabalken erhält sich zunächst noch verkalkter Knorpel als unregelmässig begrenzte Achse, die nach und nach ganz aufgelöst und durch Knochen ersetzt wird.

Die perichondrale Verknöcherung wird durch Osteoblasten des erwähnten osteogenen Gewebes bewirkt, die sich aussen

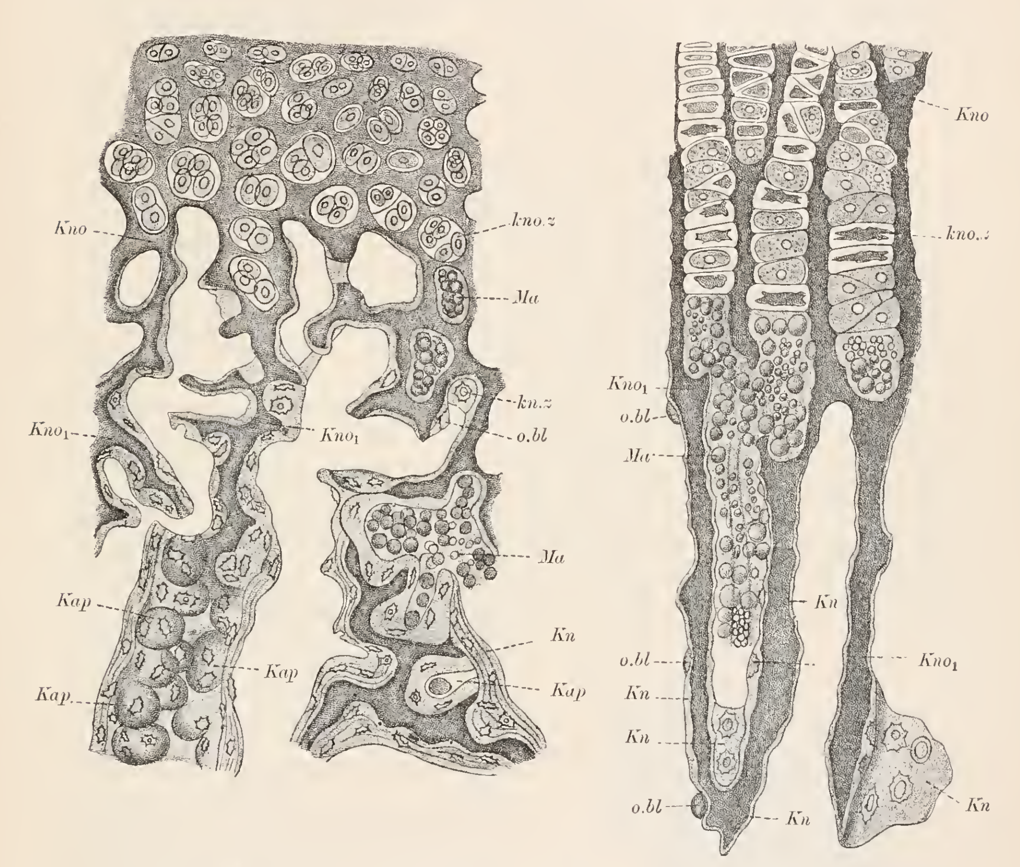


Fig. 677. Ossifikationsrand verschiedener Röhrenknochen, nach Kölliker. *Kno* Knorpelsubstanz, *Kno_1* desgl. verkalkt, *kno.z* Knorpelzellen, *Kap* Knorpelkapseln mit Knochenzellen (*kn.z*), *Kn* Knochen, *o.bl* Osteoblasten, *Ma* Markräume mit Inhalt (Zellen, Gefässe). Die hellen Räume sind gleichfalls Markräume, deren Inhalt aber nicht dargestellt wurde.

epithelartig an den Knorpel anlegen und Schichten von Knochensubstanz in dessen Umgebung bilden. In die so entstehenden Knochenlamellen, welche zunächst noch unverkalkt und arm an Fibrillen sind, sinken die verzweigten Osteoblasten ein und werden derart zu Knochenzellen. Die Lamellen ordnen sich flächenhaft an; speziell in Umgebung der Blutgefässe entstehen die Havers'schen Lamellensysteme. Das Perichondrium wird bei dem Ossifikationsprozesse zum Periost.

Die Auflösung des verkalkten Knorpels, sowie auch die vielfachen Resorptionen, welche bei der Knochenbildung an der Knochensubstanz selbst in grossem Umfange sich abspielen, werden durch besondere mehrkernige Riesenzellen, die man als Osteoklasten bezeichnet,

bewirkt. Man trifft die Osteoklasten in Gruben an der Oberfläche des verkalkten Knorpels oder des Knochens, die als Howship'sche Lakunen bezeichnet werden.

Nach den Darstellungen Retterer's soll die enchondrale Ossifikation sich ohne Vermittlung eines osteogenen Gewebes abspielen. Sowohl die Osteoblasten, als auch die Zellen und Gefässe des Knochenmarks, sollen sich von den Zellen des hypertrophischen Knorpels ableiten. Auch Spuler tritt für eine Umbildung der Knorpelzellen in Knochenzellen ein. Bestätigungen dieser Angaben bleiben abzuwarten.

Niere (*Lepus cuniculus*).

Die Niere der Amnioten wird als Metanephros bezeichnet. Sie entsteht embryonal von der Urniere aus, während diese zugleich rückgebildet wird (Nebenhoden, Parovarium). Die Ureteren (Harnleiter) entstehen als gesonderte Sprossen des Urnierenganges (Wolff-scher Gang) und vereinigen sich erst später mit den Nierenanlagen. Sie geben zugleich den Zusammenhang mit dem Wolff'schen Gange auf und gewinnen selbständige Ausmündungen in die Harnblase, die als ventrale Ausstülpung der Kloake entsteht.

Das paarige Metanephros unterscheidet sich vom Mesonephros durch den vollständigen Mangel einer metameren Anordnung der Nierenkanälchen, die hier sämtlich in einen gemeinschaftlichen Raum, den erweiterten Anfangsteil des Ureters (Nierenbecken) einmünden und zu diesem radial angeordnet sind. Somit bildet die Niere ein gedrungenes Organ, das speziell beim Kaninchen die bekannte Nierenform zeigt; der Ureter entspringt an der Konkavität der Niere (Hilus, Nierenbucht), die Anfangsteile der Kanälchen liegen opponiert, an der konvexen Nierenfläche. Eine gruppenweise Anordnung der Kanälchen macht sich bei vielen Säugern äusserlich geltend, z. B. bei den Cetaceen, Pinnipediern und manchen Carnivoren, durch lappige Begrenzung der Konvexität. An der glatt umgrenzten Kaninchenniere sind Kanälchengruppen, sog. Pyramiden, nicht gesondert und es münden alle Kanäle gemeinschaftlich nebeneinander auf einer Papille (Fig. 678), welche dem Ureter opponiert in das Nierenbecken vorspringt.

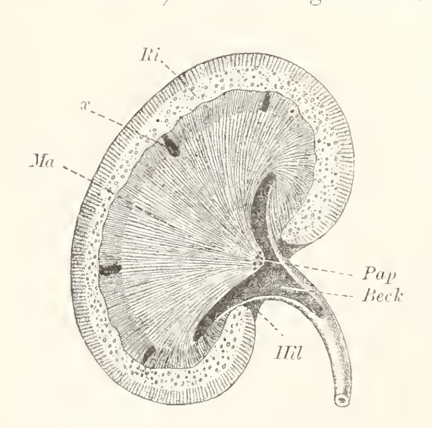


Fig. 678. *Lepus cuniculus*, Niere, längs durchgeschnitten. Nach Vogt u. Yung. *Ri* Rinde, *Ma* Mark, *x* Unterbrechungen zwischen den Sammelkanälen, *Pap* Papille, *Beck* Nierenbecken, *Hil* Hilus.

Nach Verlauf und Beschaffenheit der Kanälchen lassen sich deutlich zwei Regionen der Niere auf dem Quer- und Längsschnitt unterscheiden, die innerhalb einer weisslichen Faserhaut des Peritoneums (Tunica fibrosa oder albuginea), gelegen sind. Zu äusserst liegt die Rindenzone, welche die gewundenen Anfangsteile der Kanälchen und die Malpighi'schen Körperchen enthält; nach innen, bis zum Becken reichend, folgt die Markzone, in der die ableitenden Teile der Kanälchen gestreckt

zur Papille verlaufen. Im einzelnen gestaltet sich der Verlauf der Kanälchen folgendermaassen.

Jedes Kanälchen (Fig. 679) beginnt mit einer bläschenartigen Erweiterung (BOWMANN'sche Kapsel), die sich in einen gewundenen Kanal (Canalis contortus) fortsetzt. Eine Verbindung der Kanäle mit der Leibeshöhle fehlt beim Metanephros stets; sie kommt indessen auch der Urniere nicht allgemein zu (siehe bei *Ammocötes*). Der Canalis contortus steigt zunächst gegen die Tunica empor, wird dann rückläufig und geht nach beträchtlich langem Verlaufe in einen kurzen dünneren Kanal über, der ein wenig in die Marksubstanz eindringt (absteigender HENLE'scher Kanal), dann scharf umbiegt und unter Verdickung wieder in die Rindenzone emporsteigt (aufsteigender HENLE'scher Kanal). Er wird nun zum gewundenen Schaltkanal, der an der BOWMANN'schen Kapsel vorüberzieht und unter Volumabnahme (Verbindungskanal) in einen ableitenden Kanal einmündet. Die ableitenden Kanäle streben sämtlich in gestrecktem Verlaufe zur Nierenpapille hin und vereinigen sich noch in der Rindensubstanz zu den Sammelkanälen, die wieder in der Marksubstanz mehrfach zusammenfliessen und zuletzt, als Ductus papillares, auf der Papille durch die Foramina papillosa in das Nierenbecken ausmünden.

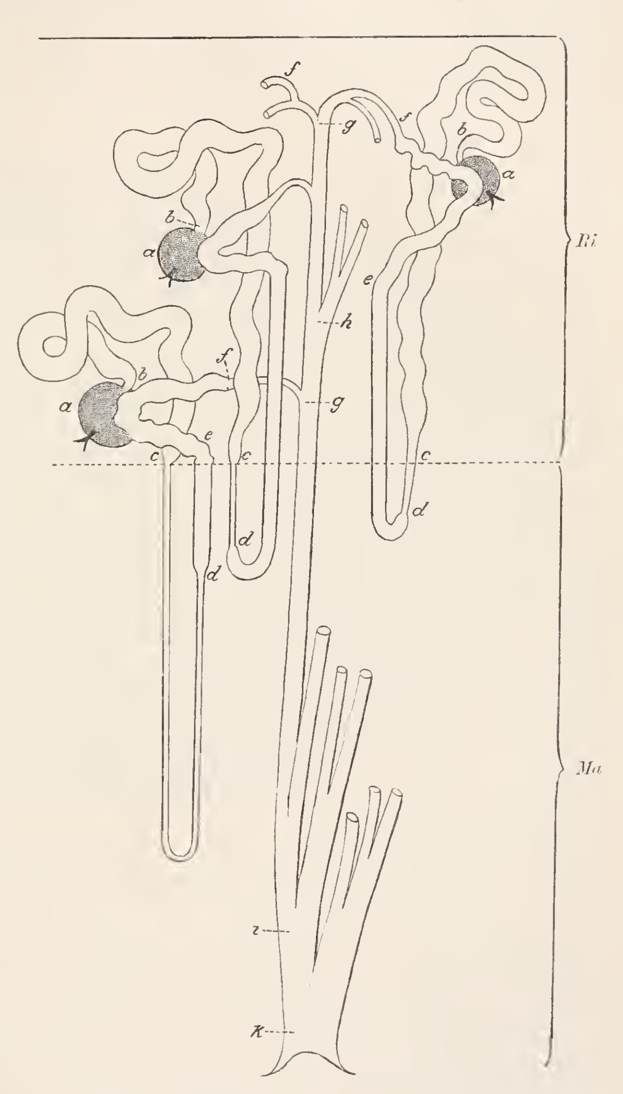


Fig. 679. Schema des Verlaufs der Nierenkanälchen, nach v. EBNER. *Ri* Rinde, *Ma* Mark. *a* BOWMANN'sche Kapsel, *b—c* Canalis contortus, *c—d* dünner, *d—e* dicker HENLE-scher Kanal, *e—f* Schaltkanal, *f—g* Verbindungskanal, *g—i* Sammelkanal, *k* Ductus papillaris.

Ueber die feinere strukturelle Beschaffenheit der Kanäle siehe die ausführliche Schilderung der Urnierenkanäle von der Salamanderlarve. Hier seien nur die wichtigsten Strukturen hervorgehoben. Die MALPIGHI'schen Körperchen zeigen verschiedene Grösse; das Kapselepithel ist stark abgeplattet und wird einseitig durch den Blutgefässknäuel (Glomerulus, siehe unten), der opponiert zum Canalis contortus in die Kapsel vorspringt, weit vorgebuchtet. Das Knäuelepithel lässt Zellgrenzen völlig vermissen und erscheint als Syncytium mit eingestreuten Kernen. Am Canalis contortus ist das Epithel niedrig cylindrisch und trägt einen Stäbchensaum; an den engen absteigenden HENLE'schen Kanälen plattet es sich ab, derart dass die mittlere kernhaltige Region buckelförmig vorspringt. Ein Stäbchensaum fehlt hier und das Sarc entbehrt der deutlichen Längsstreifung, welche den gewundenen Kanälen und auch den übrigen absondernden Abschnitten (Schaltkanäle) zukommt, ist dafür reich an Körnchen. In den ableitenden Kanälen nimmt das Epithel allmählich wieder an Höhe zu und besteht aus hellen Cylinderzellen mit Diplochondren und Centralwimpern, die besonders schön an den Ductus papillares festzustellen sind. Sie fehlen wohl nirgends, auch nicht an den absondernden Kanälen und an den Kapseln. Nierenbecken und Harnleiter zeigen ein geschichtetes Epithel, auf das hier nicht eingegangen wird.

Die Kanäle werden von einer homogenen Grenzlamelle eingehüllt; ausserhalb dieser kommt in der Rinden- und Marksubstanz nur spärlich netziges Bindegewebe vor, das die Kanäle umspinnt und die Gefässe begleitet. Die Tunica fibrosa besteht aus dem peritonealen platten Endothel und aus straffem Fasergewebe mit eingelagerten elastischen Netzen; ferner aus netzartig angeordneten glatten Muskelfasern, die der Rinde unmittelbar anliegen. Am Hilus geht die Tunica direkt auf den Ureter über und entwickelt hier unter der eigentlichen Serosa eine glatte Muskellage mit äusseren cirkulären und inneren longitudinalen Fasern und eine dünne gefässreiche Schleimhaut in Angrenzung an das Epithel mit netzig angeordnetem Fasergewebe.

Die Gefässe der Niere (Arteria und Vena renalis) treten am Hilus in die Niere ein, teilen sich bereits am Becken und verlaufen unter wiederholten Teilungen zur Rindensubstanz. Die dünnen Arterien der Rinde treten in Beziehung zu den BOWMANN'schen Kapseln als Vasa afferentia, die das Kapselepithel vor sich her treiben und sich in ein Büschel kapillarer Zweige auflösen (Glomerulus, Gefässknäuel). Diese Kapillaren verlaufen gewunden und durchflechten einander, ohne Netze zu bilden; sie sammeln sich wieder in eine abführende Arterie (Vas efferens), die neben dem Vas afferens aus der Kapsel austritt. Bindegewebe fehlt im Knäuel zwischen den Kapillaren vollständig; auch entbehren letztere der Muskulatur. Kapsel und Glomerulus bilden zusammen ein MALPIGHI'sches Körperchen. Erst die Vasa efferentia lösen sich in das Kapillargeflecht der Niere auf, das in die Venen übergeht und zunächst die MALPIGHI-schen Körperchen dicht umspinnt.

Lymphgefässe sind reichlich in der Niere, vor allem in der Rinde, entwickelt und umgeben hier als enge Spalten die gewundenen Kanäle.

Die Nerven der Niere stammen vom Sympathicus und innervieren

einerseits die Gefässe, andererseits lassen sich terminale Fasern an den BOWMANN'schen Kapseln und intercellulär an den Kanälen feststellen.

Ovarium (*Felis domestica* BRISS.).

Am Ovarium (Fig. 680) ist folgende Schichtung zu unterscheiden. Aussen liegt das peritoneale Endothel, welches während des

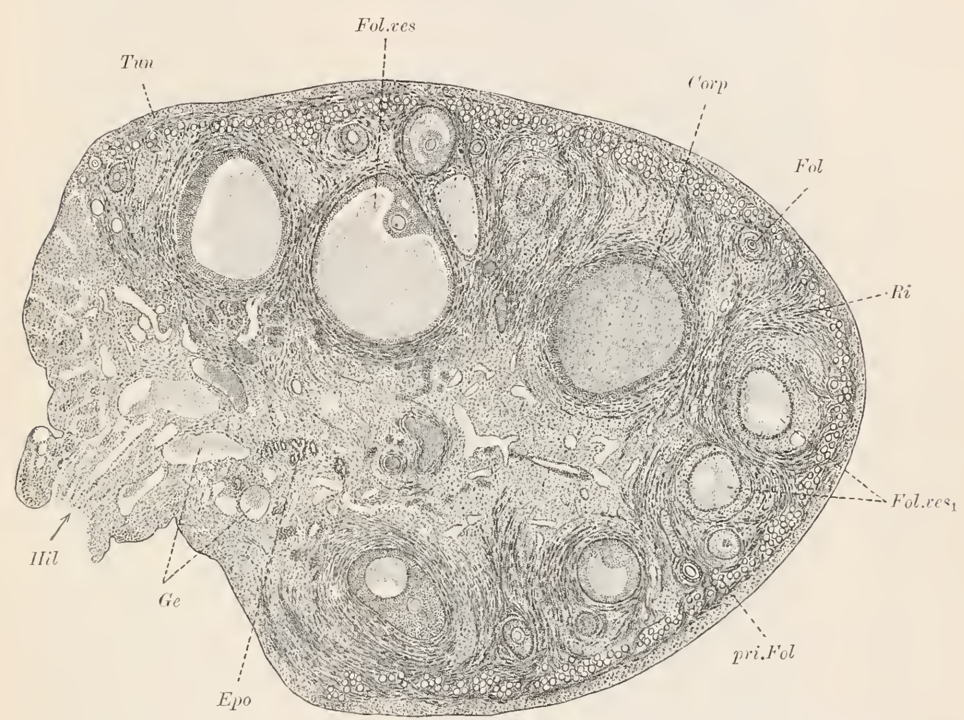


Fig. 680. *Felis domestica,* Schnitt durch ein Ovarium. *Tun* Tunica albuginea, *Ri* Bindegewebe der Rinde, *Ge* Gefässe der Marksubstanz, *Hil* Hilus ovarii, *Epo* Epoophoron, im Hilus eingebettet, *pri.Fol* Primärfollikel, *Fol.ves* Folliculus vesiculosus, *Fol.ves*$_1$ desgl., degenerierend, *Fol* Sekundärfollikel in Entwicklung begriffen, *Corp* Corpus luteum.

embryonalen Lebens als Keimepithel funktioniert. Darunter folgt eine kräftige Faserlage (Tunica albuginea), die sich aus mehreren dicken Schichten verschieden orientierter Bindegewebsfasern aufbaut und ohne scharfe Grenze in die tiefer gelegene Rindensubstanz übergeht, in welcher die Eizellen und die Corpora lutea eingebettet sind. Den inneren Raum des Ovariums nimmt die Marksubstanz ein, welche bindegewebiger Natur ist und die Gefässe umschliesst. Sie durchbricht am Hilus ovarii die Rindensubstanz und enthält hier bei der Katze unregelmässig aufgeknäuelte Kanäle (Urnierenreste = Epoophoron oder Parovarium), die bei den meisten Säugern in der das Ovarium tragenden Peritonealfalte eingeschlossen liegen. — In der hier zu gebenden Besprechung des Ovariums werden weder die bindegewebigen Teile des Ovariums, noch die Gefässe und Nerven, eingehender behandelt; zu spezieller Besprechuug kommt nur der Entwicklungsgang der Eizellen.

Das Keimepithel des embryonalen Ovariums wuchert gegen innen und liefert beim Kaninchen dreierlei Bildungen (Winiwarter): die Markstränge, die Keimstränge und die epithelialen Invaginationen. Alle drei Bildungen sind Gliederungen einheitlicher Anlagen. Zunächst entstehen die Markstränge als schlanke Zellstränge mit unregelmässig geordneten Zellen; es folgen, mit ihnen direkt zusammenhängend, die voluminöseren, wechselnd gestalteten Keimstränge, welche die Eizellen liefern, und zuletzt die schlanken Invaginationen, in denen die Zellen sich nach Art eines Epithels anordnen. Nur die Keimstränge bleiben in Follikel aufgelöst erhalten und ihre Abkömmlinge verharren der Lage nach im Niveau der späteren Rinde; sowohl die Markstränge, die in die Markregion einsinken, als auch die Invaginationen, degenerieren vollständig, so dass am ausgebildeten Ovarium keine Spur derselben mehr nachweisbar ist. In den Marksträngen können vereinzelt Follikel auftreten, die aber später gleichfalls degenerieren. Es liessen sich beim Kaninchen Beziehungen der Markstränge zur Anlage der Urniere, die ja auch ein Produkt des peritonealen Endothels ist, feststellen; bei anderen Säugern entstehen die Markstränge überhaupt von der Urniere aus und ihre Beziehungen zu den Keimsträngen sind noch nicht völlig klargelegt.

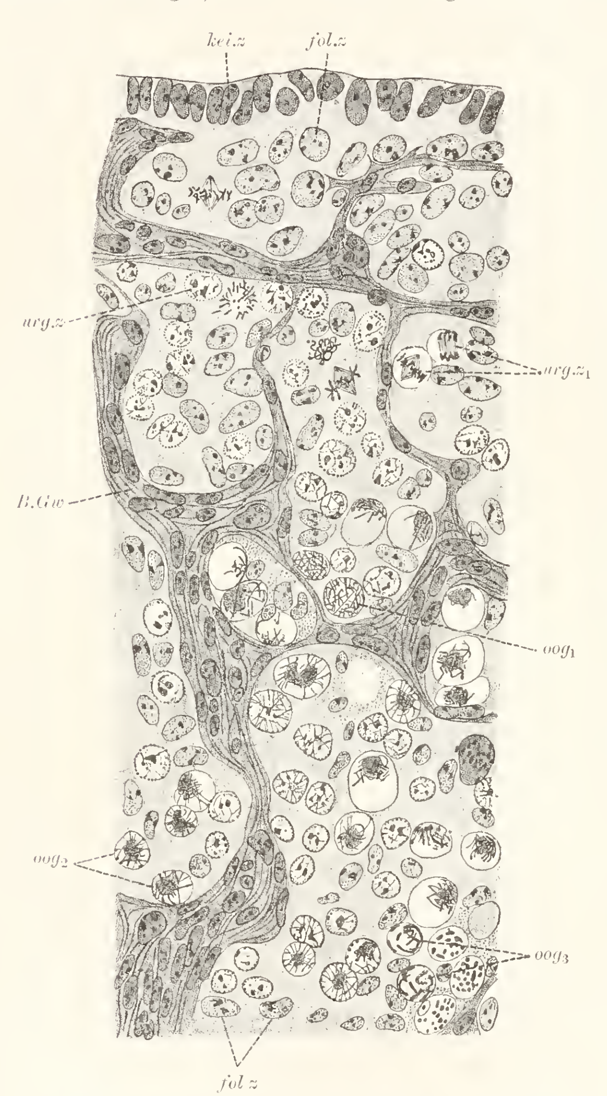


Fig. 681. *Lepus cuniculus*. Bildung der Keimstränge, nach Winiwarter. *kei.z* Keimzellkern, *fol.z* Kerne späterer Follikelzellen, *urg.z* Urgenitalzellkern, *urg.z_1* desgl., in Teilung, *oog$_1$* Oogonienkern auf Regenerationsstadium, *oog$_2$* desgl., auf Synapsisstadium, *oog$_3$* desgl., auf Knäuelstadium.

An den Keimsträngen (Fig. 681) ist zu unterscheiden zwischen den Urgenitalzellen, bez. Eizellen, und den Trophocyten, welch letztere später Follikel um die Eizellen bilden und deshalb als Follikelzellen bezeichnet werden. Die Urgenitalzellen lassen sich bereits bei der Auswanderung aus dem Keimepithel von den Follikelzellen unterscheiden; sie stellen durch Wachstum sich vergrössernde Keimzellen vor, während die in ihrer Umgebung in grösserer Zahl unverändert einsinkenden Elemente zu den Follikelzellen werden. Diese letzteren verteilen sich in den Strängen zwischen den Eizellen. Im Keimepithel trifft man die kubischen oder niedrig cylindrischen Keimzellen vielfach in mitotischer Teilung.

Die aus dem Keimepithel ausscheidenden künftigen Eizellen sind als Urgenitalzellen zu bezeichnen. Sie machen Teilungen durch, welche zur Entstehung der Eizellen, speziell der Ureier (Oogonien), führen. Diese sinken innerhalb der Keimstränge, unter Grössenzunahme, immer tiefer in die Ovarialrinde ein und erfahren eigenartige Veränderungen an den Kernen, die als Vorbereitungen für die Reifeteilungen zu deuten und besonders günstig zu studieren sind. Nach Abschluss der Reifungsvorgänge erfolgt Auflösung der Keimstränge in einzelne Follikel, die isoliert ins Bindegewebe zu liegen kommen. Die in diesen Primärfollikeln eingeschlossenen Eizellen sind jetzt als Muttereier zu bezeichnen. Auf dem Stadium des Muttereies verharren die Eizellen sehr verschieden lange Zeit. Ein Teil wächst ohne Unterbrechung (?) weiter; ein anderer Teil bleibt dagegen unverändert und repräsentiert die jüngsten Eizellstadien, die man an reifen Ovarien im äusseren Bereich der Rinde, unmittelbar unter der Tunica albuginea, in dünner Lage (Zone der Primärfollikel) antrifft. Nur am Hilus ovarii zeigt diese Zone, wie die Rinde überhaupt, eine breite Unterbrechung.

Die an Grösse bedeutend zunehmenden Primärfollikel (Fig. 682) sinken in die tieferen Rindenschichten ein und wandeln sich in die Sekundärfollikel (Folliculi vesiculosi oder GRAAF'sche Bläschen, Fig. 683) um. Das Mutterei vergrössert sich relativ nur wenig, dagegen verdickt sich das Follikelepithel (sog. Membrana granulosa) enorm, indem es mehrschichtig wird und im Innern einen weiten Hohlraum, der vom Liquor folliculi erfüllt ist, entwickelt. Die Follikelzellen selbst sind an den jüngsten Primärfollikeln zum Teil stark abgeplattete Elemente, die jedoch beim Wachstum des Muttereies sämtlich kubische, dann cylindrische Form annehmen; später kommt es zu mehrschichtiger Anordnung. In unmittelbarer Umgebung der Eizelle tritt die Zona pellucida, ein fein radial gestreifter Randsaum, als Differenzierungsprodukt der Follikelzellen auf. Das Mutterei ist im GRAAF'schen Bläschen einseitig zum inneren Hohlraum gelegen und bildet in der dicken Wand des letzteren einen leicht vorspringenden Hügel (Cumulus oophorus). Unmittelbar in seiner Umgebung sind die Follikelzellen regelmässig radial gestellt (Corona radiata); zwischen der Corona und der äusseren Basalschicht des Epithels ordnen sich die übrigen Follikelzellen zur dicken, den Hohlraum umschliessenden, Mittellage.

Auch das umgebende Bindegewebe zeigt enge Beziehungen zum Follikel. Es liefert die Theka folliculi, an welcher eine innere gefässreiche Zone als Tunica interna von einer äusseren cirkulärfaserigen (Tunica externa) zu unterscheiden ist. Die Tunica

interna ist ausserdem durch reichlich entwickelte, schichtweis angeordnete, helle vakuoläre Zellen von rundlicher Form ausgezeichnet (Thekazellen).

Auf dem Stadium des Folliculus vesiculosus macht die Eizelle beide Reifeteilungen durch und wird hierdurch zum Ei, das durch

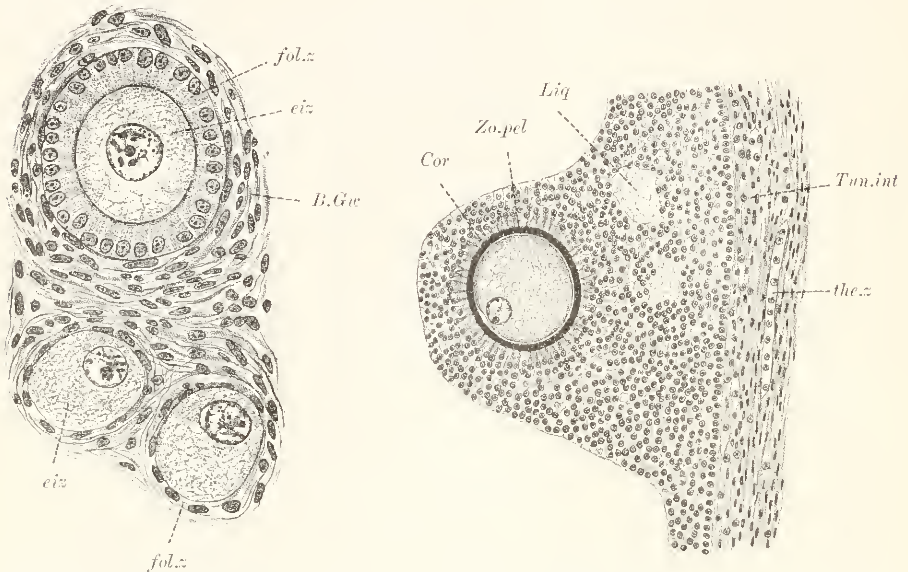


Fig. 682. *Felis domestica*, Primärfollikel, einer in Umbildung zum Sekundärfollikel begriffen. *eiz* Muttereier, *fol.z* Follikelzellen, *B.Gw* Bindegewebe der Rinde.

Fig. 683. *Felis domestica*, Cumulus oophorus eines GRAAF'schen Bläschens. *Cor* Corona radiata, *Zo.pel* Zona pellucida in Umgebung des Muttereies, *Liq* Liquor, sich zwischen den Follikelzellen ansammelnd, *Tun.int* innere Zone der Theka folliculi, *the.z* Thekazellen.

Platzen der Follikelwand an der der Eierstockoberfläche zugewandten Seite nach aussen in die Leibeshöhle gelangt und hier befruchtet wird. Schon vorher nähert sich der reifende Follikel bei Vergrösserung seines Volumens mehr und mehr der Oberfläche des Ovariums und erreicht dieselbe im Stadium voller Reife. Aus ihm entwickelt sich nach Ausstossung des Eies das Corpus luteum, das, falls keine Befruchtung des Eies eintritt, nach wenigen Wochen verschwindet (falscher gelber Körper), in den anderen Fällen jedoch, die zur Schwangerschaft führen, sich mächtig entwickelt und durch Jahre hindurch erhält. Die Follikelzellen bilden sich dabei zu den grossen rundlichen fetthaltigen Luteinzellen um, zwischen welche von der Theka aus bindegewebige Septen und Blutgefässe einwuchern.

Es sei noch bemerkt, dass man nicht selten Follikel antrifft, welche zwei Eizellen umschliessen. Nicht alle Follikel kommen zur Reife; ein Teil derselben degeneriert. Auf weitere Besonderheiten kann hier nicht eingegangen werden.

Eizellen. Die Entwicklung der Eizellen ist vor allem in Hinsicht auf die Veränderungen am Kerngerüst, welche bis jetzt am genauesten von WINIWARTER studiert wurden, von grossem Interesse. Wie bei wenig anderen Tierformen lassen sich bei den Säugern Umbildungen des Mitoms, die als Vorbereitungen für die Reifeteilungen

aufzufassen sind, am jungen, neugeborenen Materiale verfolgen und schliessen sich eng an die entsprechenden Vorbereitungen an, wie sie vom Hoden und Ovarium von *Ascaris* und vom Hoden des Salamanders ausführlich geschildert wurden. Der hier zu gebenden speziellen Beschreibung sind vorwiegend Befunde an der Katze (*Felis domestica*) zu Grunde gelegt, welche die Winiwarter'schen Angaben bestätigen und ergänzen.

In der kubischen Keimzelle nimmt der Kern fast den ganzen Raum ein; nur distal findet sich ein gelegentlich breiterer Sarcsaum. Der Kern ist von ellipsoider Gestalt, seitlich meist ein wenig komprimiert und zeigt an einer Langfläche, die nach beliebiger Richtung gewendet sein kann, eine kaum merkbare Einbuchtung, der an der Innenseite der Membran in enger Benachbarung ein relativ grosser Nucleolus anliegt. Der Nucleolus erscheint an einem kurzen Stiel, der von der Einbuchtung ausgeht, aufgehängt; er ist von verschiedener Form und besteht aus eosinophilem Paranucleom, das von einer dünnen Nucleomschale umgeben ist. Der übrige Kernraum wird von feinen Gerüstfäden durchspannt, die, wie es scheint, sämtlich zur Nucleomrinde des Nucleolus in Beziehungen stehen und radial auf diesen einstrahlen (siehe die folgenden Stadien). Die Fäden sind selbständige, schwach gewunden verlaufende, Elemente, die an der Kernmembran nicht enden, sondern längs derselben, unter dichter Anschmiegung, weiter laufen. Sie tragen unregelmässig verstreut liegende Nucleombrocken geringer Grösse. Diese typischen, von Winiwarter „noyaux protobroques" benannten, Kerne seien hier als Keimzellkerne bezeichnet. — Vom spärlichen Sarcmantel ist nur anzugeben, dass er undeutlich fädige Struktur zeigt. Ein Diplochonder dürfte im distalen Sarcsaum vorhanden sein, war aber ebensowenig mit voller Sicherheit nachweisbar, als eine manchmal angedeutete Centralwimper. Dagegen liessen sich an Sublimatpräparaten Schlussleisten und Intercellularlücken feststellen.

Die Keimzellen werden zu den Urgenitalzellen, indem sie unter Grössenzunahme in die Tiefe sinken. Ein besonderes Urgenitalzellstadium muss angenommen werden, da die betreffenden Elemente einerseits den Urgenitalzellen der Hodenschläuche durchaus gleichen, andererseits Teilungen durchmachen, die den Ureiern nicht zukommen. Ob sich sämtliche Urgenitalzellen vermehren, bleibt fraglich; doch sind Teilungen häufig zu beobachten. Die in die Tiefe sinkende Keimzelle nimmt bei der Umbildung rundliche Gestalt an und entwickelt in Umgebung des stark wachsenden und sich abrundenden Kernes ein reichlicheres Sarc, dessen, im grossen ganzen gleichfalls rundliche, Konturen im speziellen durch die angrenzenden Zellen beeinflusst werden. Wie sich die Zellform zu der der Keimzellen verhält, bleibt unbekannt. In Hinsicht auf die Urgenitalzellen des Salamanders (siehe dort) ist anzunehmen, dass beide Endflächen sich stark vergrössern und, unter Schwund der Seitenflächen, in direkte Berührung gelangen. Eine radiale Anordnung des Gerüsts, wie sie solcher Zellform entsprechen würde (siehe im allg. Teil bei Zelle, Allgemeines), tritt allerdings nicht scharf hervor, ist aber angedeutet; zugleich in dieser Hinsicht bemerkenswert ist das Auftreten einer Sphäre, die dem Kern einseitig dicht anliegt und einen Diplochonder enthält.

Im Kern (Fig. 684) giebt der Nucleolus, der bedeutend an Grösse zugenommen hat, die periphere Lage auf und liegt nun, ohne Kontakt mit der Membran, excentrisch, dem Kerncentrum mehr oder weniger genähert. Nicht selten sind zwei Nucleolen von verschiedener Grösse vorhanden; sie erscheinen gelegentlich aus mehreren runden Ballen zusammengesetzt (siehe unten). Das Mitom steht zu ihnen in deutlichster Beziehung. Es besteht aus zarten, aber scharf hervortretenden, gestreckt verlaufenden Fäden, die sämtlich an den Nucleolen anhaften und radial auf sie einstrahlen. Oft sind die Bilder von grosser Regelmässigkeit; die Fäden verlaufen längs der Membran in paralleler Anordnung, nur wenig sich überkreuzend, gegen eine breite Stelle hin, die an einer Langfläche des Ellipsoids gelegen ist, und biegen hier alle in mehr oder weniger regelmässiger Weise ziemlich scharf um, bilden also Schleifen, deren Winkel frei liegt, deren beide Enden am Nucleolus inserieren. Ein freies Schleifenende ist nirgends festzustellen (siehe auch die folgenden Stadien). Ob die Fäden untereinander durch Brücken in Zusammenhang stehen, konnte nicht sicher festgestellt werden, ist aber wahrscheinlich; an der Membran dürften sie durch Brückenbildung anhaften. An den Fäden verteilen sich, knotige Anschwellungen bildend, Nucleinkörner von geringer Grösse. Nucleomfreie Fäden waren nicht zu unterscheiden, sind wohl aber vorhanden.

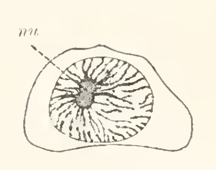


Fig. 684. *Felis domestica*, Urgenitalzelle. *nu* Nucleolus.

Die mitgeteilten Befunde über die Struktur der Urgenitalzellkerne (von Winiwarter „noyaux deuterobroques“ genannt) sind von grosser Bedeutung. Es geht daraus mit Sicherheit hervor, dass im aktiven Kern eine bestimmte Zahl von Mitomfäden in gesetzmässiger Anordnung vorhanden ist, die sämtlich durchaus selbständig erscheinen und Schleifenform besitzen. Die Schleifenwinkel konvergieren gegen eine Membranstelle hin, welche, wie Vergleichung zeigt, dem primären Polfeld des zur Teilung sich anschickenden Kernes entspricht; dieses Polfeld liegt an einer Langfläche des Kernellipsoides, während dagegen die Schleifenenden verschiedene Lage zeigen, sich gelegentlich auch den Kernenenden zuwenden, was bei Anwesenheit mehrerer Nucleolen der Fall sein kann. Jeder Schleife scheint ein Nucleolus, an dem beide Schleifenenden ansetzen, zu entsprechen; sind nur ein oder zwei Nucleolen vorhanden, so stellen diese Verschmelzungen (Sammelnucleolen) vor und vereinigen dann sämtliche Schleifenenden. Jeder Schleifennucleolus, wie die virtuell immer vorhandenen Einzelnucleolen genannt werden können, stellt den vegetativen Punkt einer Schleife vor; den Schleifenwinkel kann man, in Hinsicht auf die Befunde am Salamander (siehe bei Niere und Hoden), als generativen oder Vermehrungspunkt bezeichnen. Am aktiven Kern drängt sich das Nucleom einer Schleife wenigstens zum Teil im Umkreis des zugehörigen Nucleolus zusammen oder, anders gesagt, es liefert den Nucleolus, in dessen Umgebung oft eine Nucleomrinde sich erhält. Derart erscheint der Nucleolus als Produkt des Nucleoms. Die übrigen Strecken der Schleifen sind zum Teil nucleomfrei und deshalb am aktiven Kern

selten so deutlich zu verfolgen, als es an den hier geschilderten Urgenitalzellkernen der Fall ist. Die Nucleolen, besonders die Sammelnucleolen, lösen sich beim Schneiden, infolge ihrer festen Beschaffenheit, leicht von den Schleifen ab; ein normales Bild zeigt die Anheftung der Schleifen an den Nucleolen mit grosser Deutlichkeit (man vergleiche auch das weitere).

Die Zahl der Schleifenschenkel lässt sich mit Sicherheit auf über 40 abschätzen. Im Umkreis der Peripherie eines mittleren Kernschnittes zählt man etwa 35 Schenkelanschnitte; rechnet man die auf dem gleichen Niveau im Kerninnern gelegenen Anschnitte dazu, so erscheint die Annahme durchaus berechtigt, dass im ganzen 48 Schenkel, also 24 Schleifen, vorhanden sind. Die für die mitotischen Teilungsfiguren der Säuger nachgewiesene Schleifenzahl beträgt 24; sie lässt sich z. B. bei den Teilungen der Urgenitalzellen feststellen. Im Vergleich zu den Beobachtungen am Salamander ist dieser Befund überraschend; er erscheint kaum vereinbar mit der in diesem Buche vertretenen Anschauung, dass die Muttersternschleifen der typischen Teilungsfiguren Multipla von Elementarschleifen sind, dass dementsprechend die Längsspaltung jener bei der Metakinese nur präformierte Teile sondert, nicht aber durch Verdopplung primär einfacher, elementarer Schleifen sich ergiebt. Denn nehmen wir an, dass die in den aktiven Urgenitalzellkernen vorhandenen Schleifen Elementarmiten seien, so bleibt die Längsspaltung der 24 Muttersternschleifen bei den zugehörigen Mitosen unerklärt; eine grössere Zahl als 24 Schleifen sind aber im aktiven Kern nicht vorhanden. Somit sind wir zu der Annahme gezwungen, dass die 24 Schleifen des aktiven Urgenitalzellkernes je aus zwei Elementarmiten bestehen. Vergleicht man die Fäden, an welchen sich die Nucleinkörner verteilen, mit den Fäden des Sarcs, so erscheint diese Annahme berechtigt; ihre Starrheit und ihr deutliches Hervortreten erklärt sich am besten aus doppelter Beschaffenheit. Man vergleiche die Befunde an *Ascaris* und am Salamander, wo die sicher als Elementargebilde erweisbaren Kernfäden an Zartheit den Sarcfäden entsprechen. Es ist auch möglich, dass in den Keimzellkernen, die arm an Nucleom und dicht von feinen Fäden durchsetzt sind, die Elementarmiten wenigstens teilweis gesondert vorliegen; sie sind hier aber nicht sicher zu beurteilen.

Ueber die Lage der Sarcsphäre zum Polfeld des Kernes wird weiter unten die Rede sein. Hier bleibt noch in Hinsicht auf die Teilungen der Urgenitalzellen zu erwähnen, dass sich aus dem Mitom der aktiven Kerne typische Knäuel entwickeln. Damit wird besagt, dass sich die einzelnen Schleifen zu gleichmässig dicken, leicht gewunden verlaufenden und gleichmässig färbbaren, Gebilden, welche den ganzen Kern durchsetzen, entwickeln und ihre Individualität und Anordnung durchaus wahren. Genauer kann hier nicht auf die Teilungen, die nichts besonderes zeigen, eingegangen werden.

Als Oogonien sind die Eizellen nach Abschluss der Teilungsvorgänge zu bezeichnen. Sarc und Kern haben sich vergrössert und die Sphäre tritt deutlicher hervor; sie nimmt einen mit dem Kern fast an Grösse rivalisierenden Raum in der Zelle ein und lässt undeutlich radiale Anordnung der Fäden erkennen. Zwischen den dicht gedrängten Fäden liegt eine leicht färbbare, wohl sehr feinkörnige, Zwischensubstanz. Der Kern macht Vorbereitungen für die Reife-

teilungen durch. Er wird während der ersten, rasch vorübergehenden. Phase von WINIWARTER zutreffend als „noyau leptotène" bezeichnet (Fig. 685); die Schleifenschenkel erscheinen als starre Fäden, deren Zuordnung zu den Nucleolen minder auffällig als in den Urgenitalzellen hervortritt, die den ganzen Kernraum gleichmässig durchsetzen und vielfach mit benachbarten Miten zu verschmelzen beginnen. Die Nucleolen sind zum Teil als Einzelnucleolen ausgebildet; mehrere dieser, selten alle (?), legen sich zu unregelmässigen knolligen Sammelnucleolen aneinander und können im dichten Fadenwerk übersehen werden. Für letzteres ist ferner ein scheinbar vielfaches Anastomosieren der Schleifenschenkel charakteristisch; die Schenkel haben zum Teil auch die Beziehungen zur Membran verloren und das Polfeld ist



Fig. 685. *Lepus cuniculus*, Oogonienkern auf Regenerationsstadium. Nach WINIWARTER.

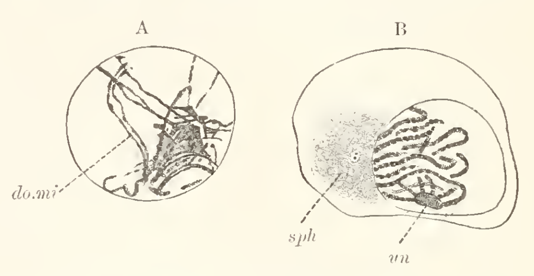


Fig. 686. Oogonien auf Synapsisstadium, A von *Lepus* (nach WINIWARTER), B von *Felis*. *do.mi* in Entstehung begriffene Doppelschleife, *nu* Nucleolus, *sph* Sphäre mit Diplochonder.

nicht sicher festzustellen. Das Stadium der „noyaux leptotènes" geht aus den Tochterknäueln der letzten Urgenitalzellmitosen hervor; in Hinsicht auf die Befunde bei *Ascaris* und *Salamandra* ist es daher als Regenerationsstadium, auf welchem eine Verdoppelung der Schleifenzahl am Polfeld (Regeneration des Mitoms) stattfindet, zu bezeichnen. Im einzelnen konnte die Regeneration nicht genauer verfolgt werden (siehe bei *Salamandra*: Niere und Hoden).

Auf das Regenerationsstadium folgt ein von WINIWARTER zuerst gesehenes Synapsisstadium („noyaux synaptènes"). Das gesamte Mitom drängt sich allmählich zu einem einseitig an der Membran gelegenen Knoten (Fig. 686) zusammen, welcher feinere Strukturen nicht leicht unterscheiden lässt. Die Uebergangsformen lehren, dass sich der Knoten, der hier als Mitamma bezeichnet werden soll, durch Kontraktion aus dem starren Mitom entwickelt, indem zugleich die Verschmelzung der Schleifen zu Doppelbildungen fortschreitet und zum Abschluss gelangt. Die Kontraktion der Miten erfolgt gegen die Sarcsphäre hin, welcher das Mitamma im Kern dicht anliegt; der immer nachweisbare Sammelnucleolus, neben dem kleinere Nucleolen vorkommen können, liegt im Mitamma einseitig, nicht direkt opponiert zur Berührungsstelle mit der Membran, gegen ein Kernende hingewendet. Die Miten verlaufen im wesentlichen parallel zu einander und wenden sich einerseits gegen die Sphäre, andererseits gegen den Nucleolus hin; da dieser einseitig am Knoten liegt, so beschreiben sie zumeist Bogenlinien, die den Knoten als ein sehr regelmässig struiertes Gebilde kennzeichnen. Die Schleifenwinkel ragen frei in den Kernraum hinein und sind um so deutlicher zu erkennen, je weiter

die Verschmelzung der Miten fortschreitet, je voluminöser diese also werden. Die Miten lösen sich also auf dem Synapsisstadium von dem Polfeld der Kernmembran ab, treten aber später wieder zu ihm in Beziehung.

Die Schleifenverschmelzungen wurden von Winiwarter gesehen; betreffender Autor lässt aber die Frage offen, ob eine Verklebung oder Längsspaltung von Miten vorliege. Nur die erstere Möglichkeit kommt in Betracht, wie daraus mit voller Sicherheit hervorgeht, dass im folgenden Kernstadium nur 12 Miten, und diese von entsprechender Stärke, gegenüber den 24 der Urgenitalzellkerne, nachweisbar sind. Ferner spricht dafür das Divergieren der feineren Fäden, in welche lokal ein dickerer Faden sich auflöst. Im Mitamma kommt es also zur Ausbildung von heterotypischen Miten, die entsprechend den Betrachtungen über die Miten der Urgenitalzellkerne als Vierfachbildungen aufzufassen sind.

Man darf die Beziehungen der Miten zum Sphärenpol auf dem Synapsisstadium nicht mit denen zum Polfeld auf anderen Stadien verwechseln. Die Miten liegen lokal mit den Schleifenschenkeln der Membran an, während die Schleifenwinkel zumeist frei in den Kernraum vorspringen. Die Ablösung der Winkel von der Membran erfolgt succesiv und ist nur eine vorübergehende. Bei Betrachtung der Kernpole tritt die gegen die Sphäre gewendete radiale Schleifenanordnung scharf hervor; bei Betrachtung der Langflächen verlaufen die Mitenschenkel dagegen im allgemeinen longitudinal und die Beziehungen zum Nucleolus oder zu den Nucleolen markieren sich am besten. Von den Nucleolen ist anzugeben, dass häufig innerhalb derselben Vakuolen von verschiedener Grösse nachweisbar sind.

Auf das Synapsisstadium folgt bei fortschreitendem Wachstum von Zelle und Kern Lockerung des Mitamma, die durch Streckung der Schleifen bedingt wird und zur Bildung eines Knäuelstadiums, („noyaux pachytènes" von Winiwarter) führt. Die Schleifen (Fig. 687) durchsetzen in leicht gewundenem Verlaufe den ganzen Kernraum und lassen ihre Beziehungen zu den Nucleolen meist gut erkennen. Gewöhnlich ist ein grosser und in geringer Entfernung davon ein kleinerer Nucleolus nachweisbar; sie zeigen helle Vakuolen und nicht selten unregelmässige Form. Die Anordnung der Miten entspricht im Prinzip der auf dem Synapisstadium nachweisbaren; von den Kernenden gesehen, strahlen die Schleifen gegen die Sphärenfläche hin ein; bei seitlicher Kernbetrachtung verlaufen sie zum grossen Teil längs; die Schleifenwinkel konvergieren gegen ein Polfeld hin. Die Nucleomschwellungen sind sehr regelmässig verteilt; in einzelnen Fällen lässt sich erkennen, dass sie, gleich dem tragenden Faden, keine einfachen Bildungen sind, sondern aus parallel geordneten, mehr oder weniger eng benachbarten, Hälften bestehen. Dass indessen die Miten nicht bloss Doppelbildungen sind, vielmehr sich aus 4 Elementarmiten zusammensetzen, wird, ausser durch die oben angegebenen Gründe, auch durch direkte Beobachtung gestützt. Denn der Mitenquerschnitt ist immer ein runder oder undeutlich viereckiger; so scharf wie bei

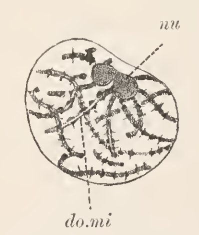


Fig. 687. *Felis domestica*, Oogonie auf Knäuelstadium. *nu* Nucleolus, *do.mi* Doppelschleife.

Ascaris sind allerdings vier Teilstücke der Schleifen nicht zu unterscheiden. Berechnet man die Schleifenzahl, was durch Vergleich der verschiedenen Anschnitte ein und desselben Kernes bis zu einem hohen Grade von Sicherheit möglich ist, so ergeben sich 24 Anschnitte von Schleifenschenkeln, die 12 heterotypischen Schleifen entsprechen.

Die letzte Veränderung an den Kernen der Ureier erscheint als Einleitung eines Rückbildungsvorganges an den Schleifen, wie er auf dem Stadium der Muttereier zur völligen Unkenntlichmachung der Schleifen führt. Die von WINIWARTER als „noyaux diplotènes" bezeichneten Kerne (Fig. 688) sind dadurch charakterisiert, dass die doppelte Beschaffenheit jedes Schleifenschenkels meist sehr deutlich hervortritt, da die beiden Glieder eines Schenkels sich lokal trennen und spiralig einander umwinden. Auf diese Weise ergeben sich achterförmige Bildungen, die an älteren Stadien (siehe unten) noch deutlicher hervortreten. Die Zahl der Nucleolen wechselt; ihre Beziehung zu den Schleifen wurde von WINIWARTER, der sie als „points d'appui" derselben bezeichnet, gesehen. Ferner sind die Schleifen durch rauhe zackige Beschaffenheit charakterisiert; Brücken, die in minderer Entwicklung auch den heterotypischen Knäueln zukommen, treten als lange Verbindungsfäden zwischen den Gliedern eines Schenkels und den Schleifen selbst hervor. Ob nucleomfreie Fäden vorhanden sind, ist nicht sicher festzustellen. In Hinsicht auf die Erhaltung dieses Kernstadiums fast durch die ganze Muttereiphase hindurch können die betreffenden Kerne als typische Muttereikerne bezeichnet werden.

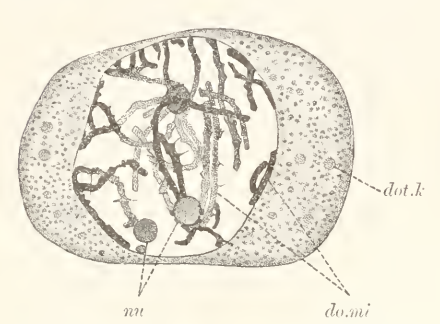


Fig. 688. *Lepus cuniculus*. junges Mutterei bei Beginn der Follikelbildung. *nu* Nucleolus, *do.mi* Doppelschleifen, *dot.k* Dotterkörner. Nach WINIWARTER.

Es folgt nun in der Eizellentwicklung die durch die Follikelbildung charakterisierte Muttereiphase. Die Eizelle nimmt weiter an Grösse zu; doch trifft für diese vielfach sehr langdauernde Phase das in der Uebersicht Gesagte zu, dass nämlich ein grosser Teil der Muttereier innerhalb der Primärfollikel unverändert verharrt und erst später zur Reifung gelangt. Nach WINIWARTER's Beschreibung soll die Rückbildung der heterotypischen Schleifen weiter fortschreiten und zur Entwicklung sog. „noyaux dictyés" führen, in welchen die Doppelschleifen nur lokal erhalten sind, im übrigen aber anscheinend ein linares Netz mit unregelmässig gestalteten und verteilten Nucleombrocken und einzelnen Nucleolen vorliegt. Dieses Stadium konnte an eigenen Präparaten, wegen Mangels an entsprechendem Material, nicht nachgeprüft werden; an den primären Muttereiern ausgewachsener Ovarien (*Lepus* und *Felis*) war aber das oben geschilderte Stadium des Muttereikerns in schönster Ausbildung zu beobachten (Fig. 689). Folgende wichtige Befunde ergeben sich aus dem genauen Studium dieser Kerne. Die Schleifenschenkel sind in ganzer Länge Doppelbildungen; die 2 Längsglieder umwinden sich spiral, sind deutlich und in regelmässigen Abständen körnig geschwellt und geben zarte Brücken zu den benach-

barten Elementen ab. Sämtliche Schleifenschenkel laufen an den gewöhnlich in der Zweizahl vorhandenen Nucleolen aus. An dem einen, weit grösseren, Nucleolus, der eine oder mehrere Vakuolen enthält, konnten auf einem Schnitt (ca 5 μ dick) 14 Schenkelenden konstatiert werden; ein Vergleich sämtlicher Anschnitte eines Kernes lässt mit Bestimmtheit auf die Anwesenheit von 12 völlig gesonderten heterotypischen Schleifen schliessen. Isolierte Lage der Nucleolen erklärt sich so, wie es bereits weiter oben beschrieben wurde. Vom Sarc ist zu bemerken, dass es sich infolge des Auftretens von Dotterkörnern mehr und mehr, besonders peripher, auflockert. Eine scharfe Kontur grenzt es gegen den Follikel ab und ist zur Eizelle, als Limitans derselben, hinzuzurechnen. Am Sekundärfollikel ist sie deutlich von der Zona pellucida des Follikels zu unterscheiden. Die Sphäre ist, wohl infolge der Dotterbildung, nicht mehr sicher zu erkennen. Am sekundären Mutterei, wie es dem Sekundärfollikel entspricht, wird die Ausbildung der Doppelschleifen derart rudimentär, wie es nach Winiwarter schon im jungen Primärfollikel der Fall sein soll (siehe oben). Immerhin dürften die Schleifen in ihrem linaren Bestandteil dauernd erhalten bleiben und sich von ihnen die 12 heterotypischen Elemente der Reifungsteilungen ableiten. Auf letztere wird hier nicht eingegangen.

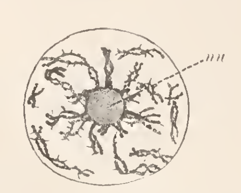


Fig. 689. *Felis domestica*, Kern eines Muttereies im Primärfollikel, von der Rinde eines ausgebildeten Ovariums. *nu* Nucleolus.

Follikelzellen. Die Follikelzellen sind in die Tiefe sinkende Keimzellen, welche in Kern und Sarc keine wesentlichen Veränderungen erfahren. Sie verstreuen sich innerhalb der Keimstränge in grosser Zahl zwischen den Ureiern, treten aber in innige Beziehung erst zu den jungen Muttereiern, in deren Umgebung sie sich zu einem einschichtigen Follikelepithel (Primärfollikel) anordnen. Innerhalb der Keimstränge zeigen sie häufig eingelagerte Fettkörner. Am Follikel sind sie während der ganzen Dauer des primären Mutterei-stadiums lokal nesterartig dicht zusammengedrängt, im übrigen Eizellbereiche jedoch stark abgeplattete Elemente, deren man auf einem mittleren Follikelanschnitt etwa 3 zählt. Sobald die Periode des Folliculus vesiculosus eingeleitet wird, verteilen sich die Zellen gleichmässiger und erscheinen zunächst kubisch, später cylindrisch geformt. Die Kerne liegen basal und zeigen, wie auch bereits früher, feine Einkerbungen. Das Sarc enthält ein längsfädiges Gerüst; Intercellularlücken sind geräumig ausgebildet, doch konnten Schlussleisten im Umkreis der Eizelle nicht sicher festgestellt werden. Hier entwickelt sich ein dünner, leicht mit Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin färbbarer Saum, der nach und nach, wenn die Zellen cylindrisch werden, bis zu $^1/_3$ der Zellhöhe an Dicke gewinnt und deutlich radial fädig struiert ist (Zona pellucida). Er repräsentiert einen Grenz- oder Stäbchensaum der Follikelzellen; ein Entscheid zwischen beiden Möglichkeiten war nicht zu erzielen, da Schlussleisten nicht festgestellt werden konnten. In den am Saum stark erweiterten Intercellularräumen tritt eine gleichfalls leicht und mit dem Saum identisch färbbare Flüssigkeit auf, die sich ausserdem auch in dünner Schicht überall zwischen den Zellen des jetzt mehrschichtig gewor-

denen Follikels verteilt und lokal ansehnlich anhäuft, wodurch die Bildung des Folliculus vesiculosus eingeleitet wird. Sie wird als Liquor folliculi bezeichnet und repräsentiert eine nährstoffreiche Lymphe, die durch die Zona pellucida der wachsenden Eizelle zugeführt wird.

Die Bildung der Zona erfolgt nicht gleichzeitig an der ganzen Eizellperipherie. Man unterscheidet in ihr zunächst noch die einzelnen Zellterritorien und eine schichtweise Querverbindung der Fäden. Die mehrschichtige Anordnung der Epithelzellen kommt, wie im Epiderm, durch mitotische Zellvermehrung und Ausscheiden einzelner Zellen aus der basalen Schicht infolge seitlichen Druckes, der sie von der Grenzlamelle ablöst, zustande. Derart gelangen nach und nach alle an der Bildung der Zona beteiligten Zellen in obere Lage und liefern eine besondere circumzonare Schicht (Corona radiata) in Umgebung der Eizelle, zwischen welcher und der Basalschicht sich die den Follikelhohlraum umschliessende, an Dicke bedeutend zunehmende, Mittellage entwickelt. Alle Zellen erscheinen vermehrungsfähig. Der Hohlraum tritt einseitig auf, so dass die Eizelle in die Follikelwand zu liegen kommt und hier einen abgerundet vorspringenden Hügel bildet (Cumulus oophorus).

Nach der Ausstossung des Eies ins Cölom erfolgt Umbildung des Follikels in ein Corpus luteum. Die Follikelzellen nehmen bedeutend an Volumen zu und werden zu den rundlichen, dicht struierten und körnigen, Luteinzellen, die nach und nach, ohne sich zu vermehren, den ganzen Follikel erfüllen. Zugleich wuchern Bindegewebe und Gefässe aus der Theka in den Follikel ein. Die grossen hellen Thekazellen wahren jedoch ihre Lage im Umkreise des Follikels.

Nachtrag.

Beide nachstehend abgedruckten Figuren wurden im Text vergessen. Fig. 1 gehört zu S. 441, Fig. 2 zu S. 509.

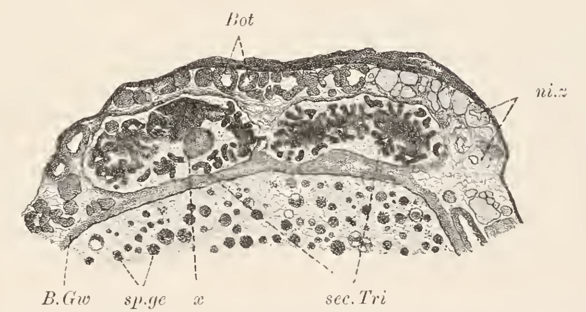


Fig. 1. *Hirudo medicinalis*, Trichteranschnitt. *sec.Tri* sekundäre Trichter, *ni.z* Nierenzellen des Schleifenkanals im Hodenlappen, *x* Zellhaufen im Perinephrostomialsinus (Wucherung des Cölothels), *Bot* Bothryoidkapseln, *sp.ge* Spermogennen im Hodenbläschen, *B.Gw* Bindegewebe.

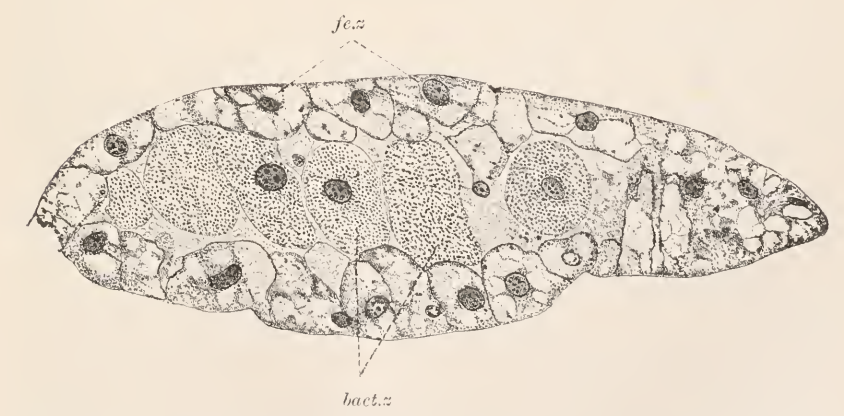


Fig. 2. *Periplaneta orientalis*, Fettkörperanschnitt. *fe.z* Fettzellen, *bact.z* Bacteroidenzellen. Die dargestellten Exkretzellen (siehe Text) sind nicht bezeichnet; sie enthalten keine Concremente (Fixierung mit PERENYI'scher Flüssigkeit).

Bemerkungen zum Kern (siehe im allg. Teil, Cytologie, Cyte).

Die Untersuchungen über Eibildung im Säugerovarium, sowie Nachprüfungen der Samenbildung im Salamanderhoden und der Teilungsvorgänge an den Nierenzellen der Salamanderlarve, wurden gegen Abschluss des Buches, als bereits der allg. Teil längst gedruckt war, ausgeführt und ergaben einiges Neues, wodurch die Darstellung des Kernbaues erweitert und schärfer präzisiert werden konnte. Es empfahl sich deshalb eine knappe nachträgliche Schilderung der wichtigsten Befunde, die im folgenden gegeben werden soll.

Kernform. Die Form des Kerns ist im allgemeinen eine ellipsoide, manchmal annähernd kuglige, oft auch lang gestreckte. Zu unterscheiden sind zunächst die Langflächen und die Kernenden. Durch Lagebeziehung zum kinetischen Centrum der aktiven, sich nicht teilenden, Zelle wird die eine Langfläche als obere, die opponierte, vom Centrum abgewandte, als untere Fläche charakterisiert; die beiden übrigen Flächen können Seitenflächen genannt werden. Nur in wenigen Fällen treten diese Beziehungen deutlich hervor; sie markieren sich am schärfsten, wenn, wie es bei polymorphen Kernen der Fall ist, die obere Fläche in einer tiefen, quer verlaufenden, Furche (Polfurche) eingebuchtet ist. Das kinetische Centrum liegt dem mittleren Bereiche dieser Furche benachbart; die betreffende angenäherte Stelle der Membran wurde Sphärenpol genannt. Rechts und links vom Sphärenpol, an beiden Enden der Polfurche, liegen die Polfelder des Kerns; zu diesen begeben sich in der Prophase der Teilung die beiden, vom Diplochonder der aktiven Zelle abstammenden, Centralkörner. Die Polfelder liegen bald einander opponiert, bald unweit von einander; sie werden zu den Spindelpolen der mitotischen Teilungsfigur. Als primäres Feld bezeichnet man das von der Mutterzelle direkt übernommene; das sekundäre Feld entsteht bei jeder Teilung neu nach Durchtrennung der Spindelfigur. Gegen das primäre Feld hin sind die Schleifenwinkel, gegen das sekundäre hin die Schleifenenden gewendet (siehe unten). In beiden Polfeldern laufen die die Kernmembran bildenden Fäden radial zusammen. Am Schluss der Prophase zerreisst die Membran und zwar in einer Ringlinie, welche über beide Kernenden und oben und unten zwischen den Polfeldern hindurch, also auch über den Sphärenpol hinweg, verläuft. Diese Ringlinie entspricht dem Aequator der entstehenden Spindel; die rechtwinklig dazu verlaufende, beide Polfelder übergreifende, Linie, die gleichfalls den Sphärenpol berührt und der Polfurche entspricht, kann als Pollinie bezeichnet werden.

Struktur. Ueber die Struktur der Kernmembran ist den S. 110 gemachten Angaben nichts hinzuzufügen. Im Innern des Kerns findet sich das Mitom, das, entsprechend einer Reihe von Befunden, aus bestimmt geordneten, gesonderten Elementarmiten (Elementarschleifen) besteht. Diese repräsentieren Fäden mit anhaftenden Nucleinkörnern, welche die Neigung haben, sich lokal zu gröberen Brocken anzusammeln; die Fäden strahlen dann radial auf die letzteren, welche von verschiedenen Miten gebildet werden, ein. Die kugligen Nucleolen sind von den Nucleombrocken abzuleiten. In ihnen erfolgt Umsatz des Nucleoms in das Paranucleom, das sich in grösseren Mengen ansammeln kann (z. B. Nebennucleolus der Ei-

zellen von *Anadonta*). Bei den Eizellen der Säuger enden die Schenkel der Schleifen an den Nucleolen; jede Schleife scheint einen Nucleolus zu produzieren, die untereinander zu grösseren Sammelnucleolen verfliessen. Vielleicht ist dies Verhalten ein allgemeineres und sind demzufolge die freien Schleifenenden als vegetative Punkte des Mitoms anzusehen. Die Schleifenwinkel stellen dagegen die generativen Punkte des Mitoms dar, an welchen eine Regeneration der Schleifen nach den Teilungen, eine Verdoppelung der durch die Teilung auf die Hälfte verminderten Schleifenzahl, stattfindet. Im einzelnen ist dieser Regenerationsprozess noch genauer zu untersuchen. Während die Schleifenwinkel das primäre Polfeld umgeben, sind die Schenkelenden gegen das sekundäre, allerdings wohl immer in sehr loser Anordnung, hingewendet. Der bei der Prophase auftretende sog. Knäuelfaden (Spire) dürfte in keinem einzigen Falle eine einheitliche Bildung sein. Die aus ihm hervorgehenden Schleifen sind niemals elementare Gebilde. Für normale Teilungen liess sich an den Nieren- und Urgenitalzellen des Salamanders die Entstehung der Schleifen aus vier, der Länge nach verklebten, Elementarmiten sehr wahrscheinlich machen; an den Urgenitalzellen des Säugerovariums bauen sich die Schleifen keinesfalls aus mehr als aus 2 Elementarmiten auf. Bei den heterotypischen Teilungen liegen Doppelschleifen, bestehend aus 8 (*Ascaris*, *Salamandra*) oder aus 4 (Säuger) Elementarmiten, vor. Weitere Prüfungen dieser Befunde an anderen Tiergruppen sind dringend erwünscht.

Neben den Schleifen kommen im Kern auch nucleomfreie Fäden vor, welche die Centralspindel der Teilungsfigur liefern. Genaueres über diese siehe im allg. Teil.

Litteraturverzeichnis.

(Das Verzeichnis enthält nur die Litteratur des speziellen Teiles; ein Verzeichnis für den allgemeinen Teil konnte nicht gegeben werden. Hinsichtlich der älteren Litteratur beachte man die Verweise bei den einzelnen Tiergruppen.)

Lehr- und Handbücher.

1894. Bergh, R. S.: Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des tierischen Körpers. Wiesbaden.

1901. Boas, J. E. V.: Lehrbuch der Zoologie. 3. Aufl. Jena.

1862—1902. Bronn, H. G.: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig u. Heidelberg.

Bd. 2: Spongien (Porifera). 1887, bearbeitet von G. C. J. Vosmaer.

Bd. 2 Abt. 2: Coelenterata (Hohltiere), bearbeitet von C. Chun. Lief. 1—17. 1889—1897.

Bd. 2 Abt. 3: Echinodermen (Stachelhäuter). 1. Holothuria, Lief. 1—16. 1889—1892, bearbeitet von H. Ludwig. 2. Asteroidea, Lief. 17—28. 1893—1899, bearbeitet von H. Ludwig (bis pag. 623) und O. Hamann. 3. Ophiuroidea, Lief. 29—41. 1900—1901, bearbeitet von O. Hamann. 4. Echinoidea. Lief. 42—48. 1901—1902, bearbeitet von O. Hamann.

Bd. 3: Malacozoa (Weichtiere). 1862, bearbeitet von H. G. Bronn.

Bd. 3: Mollusca (Weichtiere), neu bearbeitet von H. Simroth. 1. Allgemeines, Lief. 1—3; 2. Amphineura, Lief. 4—15; 3. Scaphopoda, Lief. 16—21; 4. Gastropoda, Lief. 22—61. 1892—1901.

Bd. 3: Supplement. Tunicata (Manteltiere). 1893—1901, bearbeitet von O. Seeliger. 1. Geschichte, Lief. 1, 2; 2. Appendicularien, Lief. 3—6; 3. Ascidien, Lief. 6—30.

Bd. 4: Würmer: Vermes. 1. Einleitung, Lief. 1—7. 1887, bearbeitet von H. A. Pagenstecher (Lief. 1—6) und M. Braun (Lief. 7). 2. Mionelminthes (Dicyemiden und Orthonectiden), Lief. 7—8, 1887—1889, bearbeitet von M. Braun. 3. Plathelminthes (Trematoden, Cestoden), Lief. 8—62. 1889 bis 1900. bearbeitet von M. Braun.

Supplement: Nemertini (Schnurwürmer), Lief. 1—17. 1897—1900, bearbeitet von O. Bürger.

Bd. 5: Crustacea. 1. Abt. 1866—1879, bearbeitet von A. Gerstäcker. 2. Abt. 1881—1901, bearbeitet von A. Gerstäcker (Lief. 1—46) und von A. E. Ortmann (Lief. 47—62).

Bd. 6: Wirbeltiere. Abt. 1. Fische: Pisces. 1876—85, Lief. 1—4, bearbeitet von A. A. W. Hubrecht & M. Sagemehl.

Abt. 2. Amphibien. 1873—1878, bearbeitet von C. K. Hoffmann.

Abt. 3. Reptilien. 1890, bearbeitet von C. K. Hoffmann.

Abt. 4. Vögel. 1891, bearbeitet von H. Gadow & E. Selenka.

Abt. 5. Säugetiere: Mammalia. 1874—1900, bearbeitet von C. G. Giebel (Lief. 1—26) und von W. Leche (Lief. 27—60).

1880—1882. Claus, C.: Grundzüge der Zoologie. Bd. I und II. Marburg.

1897. —: Lehrbuch der Zoologie. 6. Auflage. Marburg und Leipzig.

1897—1901. Delage, Y. & Hérouard, E.: Traité de Zoologie Concrète. Paris.
T. 2. 1re Partie: Mésozoaires — Spongiaires. 1899.
T. 2. 2me Partie: Les Coelentérés. 1901.
T. 5. Les Vermidiens. 1897. (Bryozoen, *Phoronis, Rhabdopleura, Cephalodiscus*, Chätognathen, Brachiopoden.)
T. 8. Les Procordés. 1898. (Enteropneusten, *Amphioxus*, Tunicaten.)
1864—1882. Ecker, A. & Wiedersheim, R.: Anatomie des Frosches. 1. Aufl. Braunschweig.
1896—1898. —: idem. 2. Aufl. bearbeitet von E. Gaupp. 1. Abt. Lehre vom Skelet und vom Muskelsystem (1896).
2. Abt. Lehre vom Nerven- und Gefässsystem (1898).
1882. Flemming, W.: Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig.
1898—1902. Gegenbaur, C.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Leipzig.
1898. Bd. 1. Einleitung, Integument, Sceletsystem, Muskelsystem, Nervensystem und Sinnesorgane.
1902. Bd. 2. Darmsystem und Atmungsorgane, Gefässsystem, Harn- und Geschlechtsorgane (Urogenitalsystem).
1888—1891. Hatschek, B.: Lehrbuch der Zoologie. 1.—3. Lieferung. Jena.
1896. — & Cori, C. J., Elementarcurs der Zootomie in fünfzehn Vorlesungen. Jena.
1893—1898. Hertwig, O.: Die Zelle und die Gewebe. 1. Buch: Allgemeine Anatomie und Physiologie der Zelle. 1893. 2. Buch: Allgemeine Anatomie und Physiologie der Gewebe. 1898.
1898. —: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 6. Aufl. Jena.
1901. —: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. 1. und 2. Lief. Jena.
1900. Hertwig, R.: Lehrbuch der Zoologie. 5. Aufl. Jena.
1889—1899. Kölliker, A.: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. Leipzig.
1889. Bd. 1. Kölliker: Die allgemeine Gewebelehre und die Systeme der Haut, Knochen und Muskeln.
1896. Bd. 2. —: Nervensystem des Menschen und der Tiere.
1899. Bd. 3. 1. Hälfte. Ebner, V. von: Verdauungs- und Geschmacksorgane, Milz, Respirationsorgane, Schilddrüse, Beischilddrüse, Thymus, Carotidenknötchen, Harnorgane, Nebennieren.
1890—1902. Korschelt, E. & Heider, K.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena. Spezieller Teil.
1890. Heft 1: Cölenteraten, Würmer, Echinodermen, Enteropneusten, Chätognathen.
1892. Heft 2: Arthropoden.
1893. Heft 3: Mollusken, Tentaculaten, Tunicaten, *Amphioxus*.
1902. Allgemeiner Teil. 1. Lief.
1902. Kükenthal, W.: Leitfaden für das Zoologische Practicum. 2. Aufl. Jena.
1888—1894. Lang, A.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena.
1900. —: idem, 2. Aufl. Lieferung 1: Mollusca, von K. Hescheler.
1900, 1901. Lankester, E. R.: A Treatise on Zoology. London.
Part II. The Porifera and Coelentera, von E. A. Minchin, G. H. Fowler & G. C. Bourne. 1900.
Part III. The Echinoderma, von F. A. Bather, J. W. Gregory & E. S. Goodrich. 1900.
Part IV. The Platyhelmia, Mesozoa. and Nemertini, von B. Benham. 1901.
1901. Lee, A. B. & Mayer, P.: Grundzüge der microscopischen Technik. 2. Aufl. Berlin.
1863—1876. Leuckart, R.: Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Leipzig u. Heidelberg.
1879—1901. —: idem. 2. Aufl. 1. Bd. (6. Lieferung bearbeitet von G. Brandes).
1857. Leydig, F.: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M.
1864. —: Vom Bau des tierischen Körpers. Handbuch der vergleichenden Anatomie. 1. Bd. Tübingen.
1883. —: Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn.
1885. —: Zelle und Gewebe. Neue Beiträge zur Histologie des Tierkörpers. Bonn.
1883—1886. Leunis, J.: Synopsis der Tierkunde. 3. Aufl., bearbeitet von H. Ludwig. Hannover.
1896—1900. Oppel, A.: Lehrbuch der vergleichenden microscopischen Anatomie der

Wirbeltiere. 1. Teil: Der Magen (1896). 2. Teil: Schlund und Darm (1897). 3. Teil: Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber (1900). Jena.
1902. Perrier, R.: Cours élémentaire de Zoologie. 2. Aufl. Paris.
1888. Ranvier, L.: Technisches Lehrbuch der Histologie. Uebersetzt von W. Nicati & H. von Wyss. Leipzig.
1898. Stöhr, P.: Lehrbuch der Histologie und der microscopischen Anatomie des Menschen. 8. Aufl. Jena.
1888—1894. Vogt, C. & Yung, E.: Lehrbuch der practischen vergleichenden Anatomie. Bd. 1 (1888) und 2 (1889—1894). Braunschweig.
1898. Wiedersheim, R.: Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 4. Aufl. Jena.

Spongien.

(Weitere Angaben siehe bei Delage & Hérouard 1899. unter „Lehr- und Handbücher".)

1879. Balfour, F. M.: On the Morphology and Systematic Position of the Spongida. in Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 19.
1888. Bidder, G.: Preliminary note on the Physiology of Sponges. in: Proc. Phil. Soc. Cambridge. Vol. 6.
1891. —: Review of „A Monograph of the Victorian Sponges", by A Dendy. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 32.
1892. —: Note on Excretion in Sponges. in: Proc. R. Soc. London. Vol. 51.
1892. —: On the Flask-shaped Ectoderm and Spongoblasts in one of the Keratosa. ibid. Vol. 52.
1894. —: The collar-cells of sponges. in: Z. Anz. Jahrg. 17.
1895. —: The collar-cells of Heterocoela. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 38.
1898. —: The Sceleton and Classification of Calcareous Sponges. in: Proc. R. Soc. London. Vol. 64.
1901. Bütschli, O.: Einige Beobachtungen über Kiesel- und Kalknadeln von Spongien. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 69.
1849. Carter, H. J.: On the freshwater Sponges of Bombay. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (2). Vol. 4.
1857. —: On the Ultimate Structure of Spongilla, etc. ibid. (2). Vol. 20.
1874. —: Further Instances of the Sponge Spicule in its Mothercell. ibid. (4). Vol. 14.
1875. —: Notes Introductory to the Study and Classification of the Spongida. ibid. (4). Vol. 16.
1884. —: On the Spongia coriacea of Montagu etc. ibid. (5). Vol. 14.
1890. Chatin, J.: Contributions à l'étude du noyau chez les Spongiaires. in: Compt. Rend. T. 111.
1872. Clark, J.: The American Spongilla a Craspedote Flagellate Infusorian. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (4). Vol. 9.
1892. Delage, Y.: Embryogénie des Eponges. Développement post-larvaire des éponges siliceuses et fibreuses marines et d'eau douce. in: Arch. Z. Expérim. (2). Tome 10.
1898. —: Sur la place des Spongiaires dans la classification. in: Compt. Rend. Tome 126.
1898. —: Les larves des Spongiaires et l'homologation des feuillets. ibid. Tome 126.
1899. —: On the Position of Sponges in the Animal Kingdom. in: Proc. 4. Internation. Congress Z.
1891. Dendy, A.: Studies on the Comparative Anatomy of Sponges. III. On the Anatomy of Grantia labyrinthica etc. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 32.
1893. —: idem V. Observations on the Structure and Classification of the Calcarea Heterocoela. ibid. Vol. 35.
1897. Döderlein, L.: Ueber die Lithonina, eine neue Gruppe von Kalkschwämmen. in: Z. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 10.
1892. Dreyer, F.: Die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 26.
1887. Ebner, V. von: Ueber den feineren Bau der Skeletteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelete überhaupt. in: Sitz. Ber. Akad. Wien. Bd. 95.
1899. Evans, R.: The Structure and Metamorphosis of the Larva of Spongilla lacustris. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 42.
1900. —: A Description of *Ephydatia blembingia*, with an Account of the Formation and Structure of the Gemmule. ibid. (2). Vol. 44.

1888. Fiedler, K.: Ueber Ei- und Samenbildung bei Spongilla fluviatilis. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 47.
1888. Götte, A.: Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. III. Untersuchungen zur Entwicklung von *Spongilla fluviatilis*. Hamburg und Leipzig.
1869. Häckel, E.: Ueber den Organismus der Schwämme. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 5.
1872. —: Die Kalkschwämme. Berlin.
1898. Harnack, E.: Ueber das Jodospongin, die jodhaltige eiweissartige Substanz aus dem Badeschwamm. in: Zeit. Phys. Chemie. Bd. 24.
1886. Heider, K.: Zur Metamorphose der *Oscarella lobularis* O. Schm. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 6.
1851. Huxley: On the Anatomy of the genus Tethya. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (2). Vol. 7.
1879. Keller, C.: Studien über Organisation und Entwicklung der Chalineen. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 33.
1870. Kent, W. S.: Häckel on the Relationship of the Sponges to the Corals. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (4). Vol. 5.
1870. —: Professor Häckel and Mr. E. Ray Lankester on the Affinities of Sponges. ibid. Vol. 6.
1864. Kölliker, A.: Icones Histologicae, Abt. 1. Leipzig.
1883. Lendenfeld, R. von: Ueber Cölenteraten der Südsee. II. Neue Aplysinidae. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 38.
1885. —: A Monograph of the Australian Sponges. Parts 1, 2, 3. in: Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. Vol. 9.
1885. —: The Histology and Nervous System of Calcareous Sponges. ibid. Vol. 9.
1885. —: Das Nervensystem der Spongien. in: Z. Anz. Bd. 8.
1887. —: Synocils, Sinnesorgane der Spongien. ibid. Bd. 10.
1889. —: Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 48.
1891. —: Die Spongien der Adria. I. Die Kalkschwämme. ibid. Bd. 53.
1894. —: Die Tetractinelliden der Adria etc. in: Denkschr. Math. Nat. Class. Akad. Wien. Bd. 61.
1897. —: Die Clavulina der Adria. in: Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. 69.
1897. —: Spongien von Sansibar. in: Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt. Bd. 21.
1854. Leuckart, R.: Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Tiere während der Jahre 1848–1853. in: Arch. Naturgesch. Jahrg. 20 Bd. 2.
1856. Lieberkühn, N.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Spongillen. in: Arch. Anat. Phys.
1863. —: Ueber Bewegungserscheinungen bei den Schwämmen. ibid.
1865. —: Beiträge zur Anatomie der Kalkspongien. ibid.
1897. Loisel, G.: Contributions à la physiologie et à l'histologie des Eponges. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10) T. 4.
1898. —: Action des substances colorantes sur les Eponges vivantes. in: Journ. Anat. Phys. Paris 34. Année.
1890. Maas, O.: Ueber die Entwicklung des Süsswasserschwamms. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 50.
1892. —: Die Auffassung des Spongienkörpers und einige neuere Arbeiten über Schwämme. in: Biol. Centralbl. Bd. 12.
1892. —: Die Metamorphose von Esperia Lorenzi, O. S., etc. in: Mitteil. Z. Stat. Neapel. Bd. 10.
1893. —: Ueber die erste Differenzierung von Generations- und Somazellen bei den Spongien. in: Verh. D. Z. Ges. 3. Vers.
1893. —: Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 7.
1898. —: Die Ausbildung des Canalsystems und des Kalkscelets bei jungen Syconen. in: Verh. D. Z. Ges. 8. Vers.
1898. —: Die Keimblätter der Spongien und die Metamorphose von Oscarella (Halisarca). in: Zeit. wiss. Z. Bd. 63.
1899. —: Ueber Reifung und Befruchtung bei Spongien. in: Anat. Anz. Bd. 16.
1900. —: Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 67.
1900. —: Ueber die sog. Biokrystalle und die Sceletbildungen niederer Tiere. in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. 16.
1901. —: Ueber Entstehung und Wachstum der Kieselgebilde bei Spongien. in Sitz. Ber. bayr. Akad. Wiss. Bd. 30 Hft. 3.

1901. Maas, O.: Die Knospenentwicklung der *Tethya* und ihr Vergleich mit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Schwämme. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 70.
1882. Marshall, W.: Die Ontogenie von Reniera filigrana O. Schm. ibid. Bd. 37.
1894. Masterman, A. T.: On the Nutritive and Excretory Processes in Porifera. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (6). Vol. 13.
1879. Metschnikoff, E.: Spongiologische Studien. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 32.
1868. Miklucho-Maclay, N.: Beiträge zur Kenntnis der Spongien. I. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 4.
1892. Minchin, E. A.: The Oscula and Anatomy of Leucosolenia clathrus. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 33.
1892. —: Some Points in the Histology of Leucosolenia (Ascetta) clathrus. in: Z. Anz. Jahrg. 15.
1892. —: Note on a Sieve-like Membrane across the Oscula of a Species of Leucosolenia etc. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 33.
1896. —: Note on the Larva and the Postlarval Development of Leucosolenia variabilis H. sp., etc. in: Proc. R. Soc. London. Vol. 60.
1897. —: The Position of Sponges in the Animal Kingdom. in: Science Progress (2). Vol. 1.
1898. —: Materials for a Monograph of the Ascons. I. On the Origin and Growth of the Triradiate and Quadriradiate Spicules in the Family Clathrinidae. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 40.
1898. —: Discussion on Sponges. in: Proc. Intern. Z. Congress Cambridge.
1894. Nöldeke, B.: Die Metamorphose des Süsswasserschwammes. in: Z. Jahrb., Abt. Morph. Vol. 8.
1898. Perrier, E.: Sur la place des Eponges dans la classification et la signification attribuée aux feuillets embryonnaires. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (7). Vol. 1.
1898. —: Les larves des Spongiaires et l'homologation des feuillets. in: Compt. Rend. T. 126.
1883. Poléjaeff, N.: Report on the Calcarea. in: Rep. Challenger Z. Vol. 8.
1887. Ridley, S. O. & Dendy, A.: Report on the Monaxonida. ibid. Vol. 20.
1864. Schmidt, O.: Spongien des adriatischen Meeres. Leipzig.
1864. —: Erstes Supplement der Spongien des adriatischen Meeres. Leipzig.
1870. —: Grundzüge einer Spongienfauna des atlantischen Gebietes. Leipzig.
1875. Schulze, F. E.: Ueber den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus* Haeckel. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 25 Suppl.
1877. —: Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. II. Die Gattung *Halisarca*. ibid. Vol. 28.
1877. —: idem. III. Die Familie der *Chondrosidae*. ibid. Vol. 29.
1878. —: idem. IV. Die Familie der *Aplysinidae*. ibid. Vol. 30.
1878. —: idem. V. Die Metamorphose von *Sycandra raphanus*. ibid. Bd. 31.
1878. —: idem. VI. Die Gattung *Spongelia*. ibid. Vol. 32.
1879. —: idem. VII. Die Familie der *Spongidae*. ibid. Vol. 32.
1879. —: idem. VIII. Die Gattung *Hircinia* (Nardo) und *Oligoceras* (n. g.). ibid. Vol. 33.
1880. —: idem. IX. Die Plakiniden. ibid. Bd. 34.
1881. —: idem. X. Corticium candelabrum. ibid. Bd. 35.
1885. —: Ueber das Verhältnis der Spongien zu den Choanoflagellaten. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin.
1887. —: Report on the Hexactinellida. in: Challenger Reports, Z. Vol. 21.
1896. —: Ueber diplodale Spongienkammern. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin.
1899. —: Zur Histologie der Hexactinelliden. ibid.
1880. Selenka, E.: Ueber einen Kieselschwamm von achtstrahligem Baue und über Entwicklung der Schwammknospen. in: Zeit. wiss Z. Bd. 33.
1880 und 1882. Sollas, W. J.: The Sponge Fauna of Norway. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (5). Vol. 5 und 9.
1885. —: On the Physical Characters of Calcareous and Siliceous Sponge Spicules and other Structures. in: Sci. Proc. R. Dublin Soc. (n. s.). Vol. 4.
1888. —: Report on the Tetractinellidae collected by H. M. S. Challenger etc. in: Rep. Challenger. Vol. 25 Part 63.
1899. Sukatschoff, B.: Ueber den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 66.
1891. Thiele, J.: Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 25.
1890. Topsent, E.: Contribution à l'étude des Clionides. Paris.
1891. —: Essai sur la Faune des Spongiaires de Roscoff. in: Arch. Z. Expérim. (2). T. 9.

1892. Topsent, E.: Notes histologiques au sujet de Leucosolenia coriacea (Mont.), Bow. in: Bull. Soc. Z. France T. 17.
1893. —: Contribution à l'histologie des Spongiaires. in: Compt. Rend. T. 117.
1898. —: De la digestion chez les Eponges. in: Arch. Z. Expérim. (3). T. 6.
1887. Vosmaer, G. C. J.: Klassen und Ordnungen der Spongien. in: Bronn's Tierreich. Vol. 2.
1892. —: On the Canal System of the Homocoela and on the Morphological Value of the Terms Osculum and Pore in Sponges. in: Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. (2). 3. Deel.
1893. — & Pekelharing, C. A.: On Sollas's membrane in Sponges. in: Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. (2). Deel 4.
1898. — —: Ueber die Nahrungsaufnahme bei Schwämmen. in: Arch. Anat. Phys., Phys. Abt.
1898. — —: Observations on Sponges. in: Verh. Akad. Amsterdam, Deel 6.
1893. Weltner, W.: Bemerkungen über den Bau und die Entwicklung der Gemmula der Spongilliden. in: Biol. Centralbl. Vol. 13.
1893. —: Spongillenstudien. Nr. 1 und 2. in: Arch. Naturg. Jahrg. 59.
1894. Wilson, H. F.: Observations on the Gemmule and Egg Development of Marine Sponges. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 9.
1892. Zykoff, W.: Entwicklungsgeschichte von Ephydatia Mülleri Liebk. aus den Gemmulae. in: Biol. Centralbl. Bd. 12.

Ctenophoren.

1895. Bethe, A.: Der subepitheliale Nervenplexus der Ctenophoren. in: Biol. Centralbl. Vol. 15.
1880. Chun, C.: Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf Neapel.
1892. —: Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. in: Festschrift Leuckart. Leipzig.
1898. —: Die Ctenophoren der Plankton-Expedition. in: Ergeb. Plankton Exp. Bd. 2.
1886. Claus, C.: Ueber Deiopea kaloktenota Chun, nebst Bemerkungen über die Architektonik der Rippenquallen. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 7.
1901. Curreri, G.: Osservazioni sulla struttura dell' ectoderma dei Ctenofori. in: Bull. Soc. Z. Ital. Anno 10 (2). Vol. 2.
1897. Fischel, A.: Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. 1. Von der Entwicklung isolierter Eiteile. in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 6.
1898. —: idem. 2—4. ibid. Bd. 7.
1901. Garbe, A., Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 69.
1880. Hertwig, R.: Ueber den Bau der Ctenophoren. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 14.
1886. Korotneff, A.: Ctenoplana Kowalevskii. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 43.
1867. Kowalewsky, A.: Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. in: Mém. Akad. Sc. Saint-Pétersbourg. Vol. 10.
1880. —: Coeloplana Metschnikowii. in: Z. Anz.
1885. Metschnikoff, E.: Vergleichend embryologische Studien. 4. Ueber die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 42.
1892. Samassa, P.: Zur Histologie der Ctenophoren. in: Arch. Micr. Anat. Bd. 40.
1893. —: Ueber die Entstehung der Genitalzellen bei den Ctenophoren. in: Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg. Bd. 5.
1891. Verworn, M.: Gleichgewichts- und Otolithenorgan. Experim. Untersuchungen. in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 50.
1901. Vignon, P.: Sur les cils des Cténophores et les insertions ciliaires en général. in: C. R. Acad. Sc. Paris. T. 132.
1899. Willey, A.: On *Ctenoplana*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 39.
1898. Ziegler, H. E.: Experimentelle Studien über Zellteilung. 3. Die Furchungszellen von Beroë ovata. in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 7.

Vermes.

(Weitere Angaben siehe in Bürger's Monographie der Nemertinen, A. Schneider's Monographie der Nematoden, Bronn's Tierreich (Cestoden), Beddard's Monographie der Oligochaeten, und in den citirten Arbeiten, z. B. Toldt über die Cuticula von *Ascaris*.)

1893. Apáthy, St. von: Über die Muskelfaser von Ascaris, nebst Bemerkungen über die von Lumbricus und Hirudo. in: Zeit. wiss. Micr. Bd. 10.

1894. Apáthy, St. von: Das leitende Element in den Muskelfasern von Ascaris. in: Arch. micr. Anat. Bd. 43.
1897. —: Das leitende Element des Nervensystems etc. Mitteil. I. in: Mitteil. Z. Stat. Neapel Bd. 12.
1901. —: Die drei verschiedenen Formen von Lichtzellen bei Hirudineen. etc. in: Tagebl. V. Internat. Z.-Congr. Nr. 8.
1895. Beddard, F. E.: A Monograph of the order of Oligochaeta. Oxford.
1901. —: Preliminary Note on the Spermatophores of certain Earthworms. in: Z. Anz. Bd. 24.
1887. Beneden, van & Neyt: Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocéphale. in: Bull. Acad. Roy. Belg. (4). T. 14.
1891. Benham, W. B.: The Nephridium of Lumbricus and its Blood-supply. in: Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Bd. 32.
1901. —: The coelomic fluid in Acanthodrilids. ibid. Vol. 44.
1890. Bergh, R. S.: Neue Beiträge zur Embryologie der Regenwürmer. in: Z. Anz. Bd. 13.
1899. —: Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 66.
1900. —: Beiträge zur vergleichenden Histologie. 2. Über den Bau der Gefässe bei den Anneliden. 1. Mitteilung. in: Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 14.
1900. —: Idem. 2. Mitteilung. ibid. Bd. 15.
1900. —: Kleinere histologische Mitteilungen. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 69.
1895. Blochmann, F.: Über freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern. in: Biol. Centralbl. Vol. 15.
1896. —: Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Hamburg.
1897. —: Zur Epithelfrage bei Cestoden. in: Z. Anz. Bd. 20.
1895. — & Bettendorf, H.: Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. in: Biol. Centralbl. Bd. 15.
1900. Bock, M. de: Le corps cardiaque et les amibocytes des Oligochètes limicoles. in: Revue Suisse Z. T. 8.
1901. —: Observations anatomiques et histologiques sur les Oligochètes, spécialment sur leur système musculaire. ibid. T. 9.
1887. Böhmig, L.: Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Turbellarien. in: Z. Anz. Jahrg. 10.
1891. —: Untersuchungen über rhabdocoele Turbellarien. II. Plagiostomina und Cylindrostomina Graff. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 51.
1899. Bolsius, H.: Les organes ciliés de l'*Hämentaria officinalis*. in: Z. Anz. Bd. 22.
1901. Bonnevie, K.: Über Chromatindiminution bei Nematoden. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 36.
1901. Borenhiol, ..., Recherches expérimentales sur la respiration des Annélides. Etude du *Spirographis Spallanzani*. in: C. R. Acad. Sc. Paris. T. 132.
1884. Bourne, A. G.: Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 24.
1887. Boveri, Th.: Zellen-Studien. I. Jena.
1888. —: Idem. II. Jena.
1890. —: Idem. III. Jena.
1892. —: Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala* etc. in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München. Vol. 8.
1899. —: Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. in: Festschr. Kupffer. Jena.
1901. —: Zellen-Studien. IV. Über die Natur der Centrosomen. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 35.
1899. Brandes, G., Das Nervensystem der als Nemathelminthen zusammengefassten Wurmtypen. in: Abh. Nat. Ges. Halle. Bd. 21.
1893. Brauer, A., Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*. in: Arch. micr. Anat. Bd. 42.
1887—1900. Braun, M., Vermes. in: Bronn's Tierreich. Vol. 4.
1894. Bürger, O.: Neue Beiträge zur Entwicklung der Hirudineen. in: Zeit. wiss. Z. Vol. 58.
1895. —: Die Nemertinen des Golfs von Neapel. in: Fauna Flora Golf Neapel. Bd. 22.
1873. Bütschli, O.: Giebt es Holomyarier? in: Zeit. wiss. Z. Bd. 23.
1876. —: Entwicklung des Cucullanus elegans. ibid. Bd. 26.
1876. —: Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung *Chaetonotus*. ibid. Bd. 26.

1874. Bütschli, O.: Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden. in: Arch. micr. Anat. Bd. 10.
1885. —: Zur Herleitung des Nervensystems der Nematoden. in: Morph. Jahrb. Bd. 10.
1894. —: Über den feineren Bau der contractilen Substanz der Muskelzellen von *Ascaris* etc. in: Festschrift Leuckart, Leipzig.
1897. Cantacuzène, J.: Organes phagocytaires observés chez quelques Annélides marines. in: Compt. Rend. T. 125.
1886. Carnoy, J. B., La cytodiérèse de l'œuf. in: La Cellule. T. 2.
1897. — & Lebrun, H.: La fécondation chez l'Ascaris megalocephala. ibid. T. 13.
1885. Carrière, J.: Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig.
1890. Cerfontaine, P.: Recherches sur le Système Cutané et sur le Système Musculaire du Lombric terrestre. in: Arch. Biol. Bd. 10.
1892. —: Contribution à l'Etude du Système Nerveux Central du Lombric terrestre. in: Bull. Acad. Belg. (3). Bd. 24.
1894. Chichkoff, G. D.: Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades). in: Arch. Biol. T. 12.
1868. Claparède, A. R. E.: Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Genf. Supplement dazu 1870.
1869. —: Recherches anatomiques sur les Annélides, Turbellariés, Opalines et Grégarines observés dans les Hébrides. Genf u. Paris.
1869. —: Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 19.
1888. Cobb, N. A.: Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 23.
1899. Coe, W. R.: The Maturation and Fertilization of the Egg of *Cerebratulus*. in: Z. Jahr. Abt. Morph. Bd. 12.
1900. Cohn, L.: Zur Anatomie der Vogelcestoden. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 67.
1897. Conklin, E. G.: The cleavage of the ovum in *Crepidula fornicata*. in: Z. Anzeiger. Bd. 15.
1900. Conte, A.: Sur la formation des feuillets et l'organogénie de *Sclerostomum equinum* Duj. in: Compt. Rend. T. 131.
1901. —: Sur l'évolution des feuillets blastodermiques chez les Nematodes. ibid. T. 132.
1896. Crampton, H. E.: Experimental studies on Gasteropod development. in: Arch. Entwicklgsmech. Bd. 3.
1898. Cuénot, L.: Etudes physiologiques sur les Oligochètes. in: Arch. Biol. Bd. 15.
1887. Cunningham, J. T.: Some Points in the Anatomy of Polychaeta. in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 28.
1900. Curtis, W. C.: The Anatomy and Development of the Reproductive Organs of *Planaria maculata*. in: J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 19.
1864—1868. Ehlers, E.: Die Borstenwürmer. Leipzig.
1887. Eisig, H.: Die Capitelliden des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf Neapel. Bd. 16.
1899. —: Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. in: Mitteil. Z. Stat. Neapel. Bd. 13.
1897. Erlanger, R. v.: Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. 1. Über die Befruchtung und erste Teilung des Ascaris-Eies. in: Arch. micr. Anat. Bd. 49.
1887. Fraipont, J.: Le genre *Polygordius*. in: Fauna Flora Golf Neapel. Bd. 24.
1888. Friedländer, B.: Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von *Lumbricus*. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 47.
1894. —: Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges der Regenwürmer. ibid. Bd. 58.
1898. Fürst, E.: Ueber Centrosomen bei *Ascaris megalocephala*. in: Arch. micr. Anat. Bd. 52.
1894. Fuhrmann, O.: Die Turbellarien der Umgebung von Basel. in: Revue Suisse Z. T. 2.
1882. Goette, A.: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. 1. Heft.
1884. —: idem. 2. Heft. Leipzig.
1901. Golowin, E. P.: Beobachtungen von Nematoden. I. Phagocytäre Organe. Kasan.
1893. Goodrich, E. S.: On a New Organ in the Lycoridea. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 34.
1895. —: On the Coelom, Genital Ducts and Nephridia. ibid. Vol. 37.
1896. —: Notes on Oligochaetes. ibid. Vol. 39.
1897. —: On the Nephridia of the Polychaeta. Part 1. ibid. Vol. 40.
1898. —: idem. Part 2. ibid. Vol. 41.

1899. Goodrich, E. S.: On the Communication between the Cölom and the Vascular System in the Leech, *Hirudo medicinalis*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 42.
1900. —: On the Nephridia of the Polychaeta. Part 3. — The Phyllodocidae, Syllidae, Amphinomidae etc., with Summary and Conclusions. ibid. Vol. 43.
1901. —: The Structure of certain Polychaete Worms. in: Rep. 70. Meet. Brit. Assoc.
1899. Graf, A.: Hirudineenstudien. in: Nova Acta Acad. Leop. Car. Bd. 72.
1899. Graff, L. v.: Monographie der Turbellarien. 2. Tricladida terricola (Landplanarien). Leipzig.
1862. Gratiolet, P.: Recherches sur l'organisation du Système vasculaire de la Sangsue médicinale. in: Ann. Sc. Nat. (4). Vol. 17.
1897. Gravier, Ch.: Recherches sur les Phyllodociens. in: Bull. Sci. France et Belgique. Vol. 29.
1877. Greeff, R.: Untersuchungen über die Alciopiden. in: Nova Acta Akad. Leop. Car. Vol. 39.
1889. Haller, B.: Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 8.
1879. Hallez, P.: Contribution à l'histoire naturelle des Turbellariés. Lille.
1885. —: Recherches sur l'Embryogénie de quelques Nematodes. in: Mém. Soc. Sc. Lille. T. 14.
1900. Harrington, N. R.: The calciferous glands of the Earthworm, with appendix on the circulation. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 15. Suppl.
1877. Hatschek, B.: Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 29.
1878. —: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 1.
1880. —: Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Echiurus* etc. ibid. Bd. 3.
1883. —: Ueber die Entwicklung von *Sipunculus nudus*. ibid. Bd. 5.
1885. —: Entwicklung der Trochophora von *Eupomatus uncinatus* Phil. ibid. Bd. 6.
1900. Havet, J.: Contribution à l'étude du système nerveux des Trématodes (*Distomum hepaticum*). in: La Cellule. T. 17.
1900. —: Structure du système nerveux des Annélides. *Nephelis, Hirudo, Lumbriculus, Lumbricus* (Méthode de Golgi). ibid. T. 17.
1892. Hering, E.: Zur Kenntnis der Alciopiden von Messina. in: Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien.
1893. Herla, V.: Etude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. in: Arch. Biol. T. 13.
1890. Hertwig, O.: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. in: Arch. micr. Anat. Bd. 36.
1880. Hertwig, R.: Ueber das Auge der Planarien. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 14. Suppl.
1892. Hesse, R.: Ueber das Nervensystem von Ascaris megalocephala. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 54.
1894. —: Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten. ibid.. Bd. 58.
1897. —: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. ibid. Bd. 62.
1899. —: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. 5. Die Augen der polychäten Anneliden. ibid. Bd. 65.
1845. Hoffmeister, W.: Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig.
1899. Hofmann, R. W.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 66.
1901. Jägerskiöld, L. A.: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. in: K. Svensk. Vet. Akad. Handlgr. Bd. 35 Nr. 2.
1896. Jaenichen, E.: Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 62.
1897. Jander, R.: Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. in: Zool. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 10.
1886. Jaquet, M.: Recherches sur le système vasculaire des Annélides. in: Mitteil. Z. Stat. Neapel. Vol. 6.
1884. Jijima, J.: Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süsswasser-Dendrocoelen (Tricladen). in: Zeit. wiss. Z. Bd. 40.
1882. Joseph, G.: Bemerkungen über Muskulatur, Excretionsorgane und peripherisches Nervensystem von Ascaris megalocephala und lumbricoides. in: Z. Anz. Bd. 5.
1884. —: Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden. in: Z. Anz. Bd. 7.
1900. Joseph, H.: Zur Kenntnis der Neuroglia. in: Anat. Anz. Bd. 17.

1888. Kennel, J. von: Untersuchungen an neuen Turbellarien. in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 3.
1891. Kleinenberg, N.: Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 44.
1890. Kowalewski, A.: Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. in: Biol. Centralbl. Bd. 9.
1885. Kükenthal, W.: Über die lymphoiden Zellen der Anneliden. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 18.
1889. —: Beobachtungen am Regenwurm. in: Biol. Centr. Bd. 8.
1879. Lang, A.: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. I. Das Nervensystem der marinen Dendrocoelen. in: Mitteil. Z. Stat. Neapel. Bd. 1.
1881. —: idem. IV. Das Nervensystem der Tricladen. V. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Plathelminthen. ibid. Bd. 3.
1884. —: Die Polycladen des Golfs von Neapel etc. in: Fauna Flora Golf Neapel. Bd. 11.
1900. Langdon, F. E.: The sense-organs of *Nereis vireus* Sars. in: Journ. Comp. Neur. Granville. Vol. 10.
1864 u. 1865. Lankester, E. R.: The Anatomy of the Earthworm. in: Q. Journ. Micr. Sc. (n. s.) Bd. 4 und 5.
1880. —: On the Connective and Vasifactive Tissues of the Medicinal Leech. ibid. Vol. 20.
1892. Lenhossek, M. v.: Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfaser bei *Lumbricus*. in: Arch. Micr. Anat. Bd. 39.
1895. —: Der feinere Bau des Nervensystems etc. Berlin.
1879—1901. Leuckart, R.: Die menschlichen Parasiten (siehe Lehrbücher).
1862. Leydig, F.: Über das Nervensystem der Anneliden. in: Arch. Anat. Phys.
—: Die riesigen Nervenröhren im Bauchmark der Ringelwürmer. in: Z. Anz. Bd. 9.
1890. Lippitsch, K.: Beiträge zur Anatomie von Derostoma unipunctatum. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 49.
1901. Maclaren, N. H. W.: On the Blood Vascular System of *Malacobdella grossa*. in: Z. Anz. Bd. 24.
1894. Mc Intosh, W. C.: Contribution to our knowledge of the Annelida. in: Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 36.
1893. Malaquin, A.: Recherches sur les Syllidiens etc. in: Mém. Soc. Sc. Lille.
1900. Maupas, E.: La mue et l'enkystement des Nématodes. in: Arch. Z. Expérim. (3). T. 7.
1901. Maziarski, S.: Sur la structure des néphridies des Vers de terre. in: C. R. Soc. Biol. Paris. T. 53. No. 10.
1878. Metschnikoff, E.: Über die Verdauungsorgane einiger Süßwasserturbellarien. in: Z. Anz. p. 387.
1901. Meyer, E.: Studien über den Körperbau der Anneliden. V. Das Mesoderm der Ringelwürmer. in: Mitteil. Z. Station Neapel. Vol. 14.
1890. —: Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. in: Biol. Centralbl. Bd. 10.
1895. Meyer, O.: Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 29.
1897. Montgomery, Th. H.: On the Connective Tissues and Body Cavities of the Nemerteans, with Notes on Classification. in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 10.
1896. Monti, R.: Sul sistema nervoso dei Dendroceli d'acqua dolce. in: Boll. Sc. Pavia (auch in: Arch. Ital. Biol. T. 27. 1897).
1900. —: Nuove ricerche sul sistema nervoso delle Planarie. Nota seconda. in: Monit. Z. Ital. Anno 11.
1901. Moszkowsky, M.: Zur Richtungskörperbildung bei *Ascaris megalocephala*. in: Arch. micr. Anat. Bd. 59.
1900. Nassonow, N.: Zur Kenntnis der phagocytären Organe bei den parasitischen Nematoden. ibid. Bd. 55.
1894. Oka, A.: Beiträge zur Anatomie der *Clepsine*. in: Zeit. wiss. Z. Vol. 58.
1881. Pintner, Th.: Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen. in: Arb. Z. Institut Wien. Vol. 3.
1881. — Zu den Beobachtungen über das Wassergefässsystem der Bandwürmer. ibid. Vol. 4.
1901. Rabes, O.: Transplantationsversuche an Lumbriciden. Histologie und Physiologie der Transplantationen. in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 13.

1901. Rand, H. W.: The regenerating nervous system of *Lumbricidae* and the centrosome of its nerve cells. in: Bull. Mus. Comp. Z. Harvard. Vol. 37 No. 3.
1892. Retzius, G.: Das Nervensystem der Lumbricinen. in: Biol. Unters. Retzius (2). Bd. 3.
1895. —: Die Smirnow'schen freien Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. in: Anat. Anz. Bd. 10.
1900. —: Zur Kenntnis des sensiblen und sensorischen Nervensystems der Würmer und Mollusken. in: Biol. Unters. Retzius (2). Bd. 9.
1901. Ribaucourt. E. de: Les Néphrocytes. in: C. R. Soc. Biol. Paris. T. 53.
1901. —: Etude sur l'anatomie comparée des Lombricides. in: Revue Scient. France et Belg. T. 35.
1885. Rohde, E.: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Nematoden. in: Z. Beiträge. Bd. 1.
1890. —: Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chaetopoden. ibid. Bd. 2.
1898. Rosa, D.: I pretesi rapporti genetici tra i linfociti ed il cloragogeno. in: Atti Accad. Torino. Bd. 33.
1886. Saint Joseph, de: Les Annélides Polychètes des Côtes de Dinard. in: Ann. Sc. Nat. (7). Vol. 1.
1826. Savigny, J. C.: Analyse d'un Mémoire sur les Lombrics par Cuvier. in: Mém. Sc. R. Inst. Fr. (Analyse), Bd. 5.
1866. Schneider, A.: Monographie der Nematoden. Berlin.
1891. Schneider, K. C.: Untersuchungen über die Zelle. in: Arb. Z. Inst. Wien. Vol. 9.
1896. Schneider, G.: Über phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 61.
1899. —: Über Phagocytose und Excretion bei den Anneliden. ibid. Bd. 66.
1899. Schimkewitsch, W.: Über besondere Zellen in der Leibeshöhle der Nematoden. in: Biol. Centralbl. Bd. 19.
1888—1890. Sekera, E.: Beiträge zur Kenntnis der Süsswasser-Turbellarien. in: Sitz. Ber. Böhm. Ges. Wiss. Prag.
1888. Shipley, A. E.: On the Existence of Communications between the Body Cavity and Vascular System. in: Proc. Phil. Soc. Cambridge. Vol. 6.
1894. Smirnow, A.: Über freie Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. in: Anat. Anz. Bd. 9.
1895. Spemann, H.: Zur Entwicklung des *Strongylus paradoxus*. in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 8.
1900. Stewart, F. A.: On the Nephridium of *Nephthys caeca* Fabr. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (7). Vol. 5.
1900. Sukatschoff, B.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. 1. Zur Kenntnis der Urnieren von *Nephelis vulgaris* Moqu. Tand. und *Aulastomum gulo* Moqu. Tand.: in Zeit. wiss. Z. Bd. 67.
1899. Toldt, C.: Über den feineren Bau der Cuticula von *Ascaris megalocephala* Cloquet nebst Bemerkungen über die Subcuticula desselben Tieres. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 11.
1890. Trautzsch, H.: Beitrag zur Kenntnis der Polynoiden von Spitzbergen. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 24.
1900. Tower, W. L.: The Nervous System in the Cestode *Moniezia expansa*. in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 13.
1886. Ude, H.: Über die Rückenporen der terricolen Oligochäten etc. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 43.
1879. Vejdovsky, F.: Monographie der Enchytraeiden. Prag.
1884. —: System und Morphologie der Oligochaeten. Prag.
1888—92. —: Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag.
1895. — Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. II. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 60.
1900. — Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien. ibid. Bd. 67.
1891. Villot, A.: L'Évolution des Gordiens. in: Ann. Sc. Nat. T. 11.
1892. Wawrzik, E.: Über das Stützgewebe des Nervensystems der Chaetopoden. in: Z. Beiträge. Bd. 3.
1901. Weinland, E.: Über den Glykogengehalt einiger parasitischer Würmer. in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. 16.
1887. Whitman, C. O.: A Contribution to the history of the germ-layers in Clepsine. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 1.
1899. Willem, V.: Observations sur l'excrétion chez l'Arénicole. in: Trav. Stat. Z. Wimereux. T. 7.
1899. — & Minne, A.: Recherches sur la digestion et l'absorption intestinale chez le Lombric. in: Livre Jubil. Ch. van Bambeke Bruxelles.

1889. Wilson, E. B.: The Embryology of the Earthworn. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 3.
1892. —: The Cell-Lineage of *Nereis*, etc. ibid. Vol. 6.
1900. Wilson, Ch. B.: The Habits and Early Development of *Cerebratulus lacteus* (Verrill). in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 43.
1891. Wistinghausen, C. v.: Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerilii* etc. 1. Teil. in: Mitteil. Z. Stat. Neapel. Bd. 10.
1891. Woodworth: Contributions to the Morphology of the Turbellaria. I. On the Structure of *Phagocata gracilis* Leidy. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 21.
1895. Zernecke, E.: Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 9.
1895. Ziegler, H. E.: Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 60.
1892. Zograff, N.: Les Cestodes offrent — ils des tissus d'origine ectodermique? in: Arch. Z. expérim. (2). Vol. 10.
1895. Zoja, R.: Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. in: Anat. Anz. Bd. 11.
1896. —: Untersuchungen über die Entwicklung der *Ascaris megalocephala*. in: Arch. micr. Anat. Bd. 47.
1892. Zur Strassen, O.: Bradynema rigidum v. Sieb. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 54.

Arthropoden.

(Weitere Angaben siehe bei Gaffron über *Peripatus*, bei Bütschli über den Krebspanzer, bei Kolbe über Insekten, bei Heidenhain über quergestreifte Muskulatur, sowie bei den übrigen zitierten Autoren.)

1894. Allen, E. J.: Studies on the Nervous System of Crustacea. I. Some Nerve-elements of the Embryonic Lobster. in: Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 36.
1897. —: Studies on the Nervons System of Crustacea. ibid. Vol. 39.
1902. Bergh, R. S.: Beiträge zur vergleichenden Histologie. III. Ueber die Gefässwandung bei Arthropoden. in: Anat. Heft. 1. Abt. Bd. 19.
1900. Berlese, A.: Considerazioni sulla fagocitosi negli Insetti metabolici. in: Z. Anz. Bd. 23.
1901. —: Intorno alla rinnovazione dell' epitelio del mesenteron negli Artropodi tracheati. in: Monit. Z. Ital. Anno 12 No. 7.
1895. Bethe, A.: Studien über das Centralnervensystem von *Carcinus Maenas* nebst Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaufixation. in: Arch. micr. Anat. Bd. 44.
1896. —: Ein Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von *Astacus fluviatilis*. in: Z. Anz. Bd. 12.
1897. —: Das Nervensystem von *Carcinus maenas* etc. I. Mitt. 1 p. 460, Mitt. 2 p. 589. in: Arch. micr. Anat. Vol. 50.
1898. —: Das Centralnervensystem von *Carcinus maenas* etc. II. ibid. Bd. 51.
1901. Biedermann, W.: Ueber den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer. in: Biol. Centralbl. Bd. 21.
1887. Blochmann, F.: Ueber das regelmässige Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. in: Zeit. Biol. Bd. 24.
1896. Bordas, L.: Appareil digestif des Blattidae. in: Bull. Mus. Hist. Nat. Paris.
1902. Bouvier, E. L.: Observations nouvelles sur l'évolution et l'origine des Péripates. in: Compt. Rend. T. 134.
1899. Bütschli, O.: Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche ausserhalb des Organismus entstehen. (*Astacus*panzer). Leipzig.
1886. Claus, C.: Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* etc. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 6.
1891. —: Ueber das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen. in: Z. Anz. Bd. 14.
1895. Cuénot, L.: Etudes physiologiques sur les Orthoptères. in: Arch. Biol. Vol. 14.
1899. —: La région absorbante dans l'intestin de la Blatte. Critique d'un travail de Metalnikoff. in: Arch. Z. Expérim. (3) T. 6.
1901. Dastre, A.: Sur la répartition des matières grasses chez les Crustacés. in: C. R. Soc. Biol. Paris T. 53.

1900. Deegener, P.: Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 68.
1893. Eberli, J.: Untersuchungen am Verdauungstractus von *Gryllotalpa vulgaris*. in: Vierteljahrsschr. nat. Ges. Zürich, Jahrg. 37.
1899. Enderlein, G.: Beitrag zur Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskeln bei den Insekten. in: Arch. micr. Anat. Bd. 55.
1901. Enriques, F.: Sulla ninfosi nelle mosche: della reparazione della sostanza anisotropa delle fibre muscolari larvali e di un suo probabile derivato cristallizabile. in: Anat. Anz. Vol. 20.
1900. Escherich, K.: Ueber die Keimblätterbildung bei den Musciden. in: Verh. D. Z. Ges. 10. Vers.
1901. —: Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. in: Nova acta Acad. Leop.-Carol. Bd. 77.
1901. —: Das Insekten-Entoderm. in: Biol. Centralbl. Bd. 21.
1887. Faussek, V.: Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. in: Zeit. wiss. Z. Vol. 45.
1885. Frenzel, J.: Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. in: Arch. micr. Anat. Bd. 25.
1885. —: Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über ihre Epithelregeneration. ibid. Bd. 26.
1885. Gaffron, E.: Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Peripatus*. in: Z. Beiträge. Bd. 1.
1885. —: idem, II. Teil. ibidem.
1890. Gehuchten, A. van: Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata*. in: La Cellule, Vol. 6.
1880. Grobben, C.: Die Antennendrüsen der Crustaceen. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 3.
1857. Häckel, E.: Ueber die Gewebe des Flusskrebses. in: Arch. Anat. Phys.
1899. Havet, J.: L'état moniliforme chez les Invertébrés avec quelques remarques sur les Vertébrés. in: La Cellule T. 16.
1899. Heidenhain, M.: Struktur der contractilen Materie. in: Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. 8.
1901. Hesse, R.: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. in: Zeit. wiss. Z. 70.
1895. Heymons, R.: Die Embryonalentwickelung von Dermapteren und Orthopteren etc. Jena.
1897. —: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina*, L. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 62.
1901. —: Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. I. II. in: Zoologica (Chun) 33. Heft. Bd. 13.
1883. Hilgendorf, F.: Bemerkungen über die sog. Krebspest, insbesondere über *Psorospermium Haeckelii* n. sp. in: Sitz. Ber. Ges. Nat. Freunde Berlin.
1888. Hofer, B.: Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparates von Blatta. in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. 51 No. 6.
1896. Holmgren, E.: Ueber das respiratorische Epithel der Tracheen bei Raupen. in: Festschr. Lilljeborg, Upsala.
1902. Holmgren, N.: Ueber das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebsarten bei Insekten. in: Anat. Anz. Bd. 20.
1857. Kölliker, A.: Zur feineren Anatomie der Insekten. in: Verh. physik.-med. Ges. Würzburg. Vol. 3.
1893. Kolbe, H. J.: Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin.
1900. Koschevnikoff, G. A.: Ueber den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene (*Apis mellifica* L). in: Z. Anz. Bd. 23.
1871. Kowalewsky, A.: Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. in: Mém. Acad. Pétersbourg (7) T. 16.
1889. —, A.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. in: Biol. Centralbl. Bd. 9.
1880. Krieger, K. R.: Ueber das Centralnervensystem des Flusskrebses. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 33.
1901. Künstler, J. & Gineste, . . .: Sur certains globules amiboïdes de la cavité générale de Crustacés inférieurs. in: Proc.-verb. Soc. Linn. Bordeaux. Vol. 56.
1901. —: Recherches sur la constitution des tissus de certains Crustacés inférieurs. ibid.
1899. Léger, L. & Duboscq, O.: Sur les tubes de Malpighi des Grillons. in: C. R. Soc. Biol. Paris (11) T. 1.

1859. Leydig, F.: Zur Anatomie der Insekten. in: Arch. Anat. Phys.
1880. Mac Lead, J.: La structure des trachées et la circulation péritrachéenne. Brüssel.
1900. Mac Munn, C. A.: On the gastric gland of Mollusca and Decapod Crustacea: its structure and functions. in: Phil. Transactions Roy. Soc. London B. Vol. 193.
1901. Mac Clung, E.: Notes on the Accessory Chromosome. in: Anat. Anz. Vol. 20.
1892. Marchal, P.: Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés décapodes. in: Arch. Z. Expérim. (2). T. 10.
1889—91. Mingazzini, P.: Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. in: Mitteil. Z. Stat. Neapel, Vol. 9.
1889—91. —: Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi. Insetti perfetti. ibid.
1899. Nusbaum, J.: Beiträge zur Kenntnis der Innervation des Gefässsystems nebst einigen Bemerkungen über das subepidermale Nervenzellgeflecht bei den Crustaceen. in: Biol. Centralbl. Bd. 19.
1901. Orlandi, S.: Sulla struttura dell intestino della *Squilla mantis* Rond. in: Monit. Z. Ital. Anno 12 No. 7 und in: Atti Soc. Ligust. Sc. nat. e geogr. Anno 12 Vol 12.
1900. Owsiannikow, Ph.: Ueber die Nervenelemente und das Nervensystem des Flusskrebses (*Astacus fluviatilis*). in: Mém. Acad. Pétersbourg (8) T. 10.
1877. Palmén, J. A.: Zur Morphologie des Tracheensystems. Leipzig.
1897. Parker, G. H.: The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in *Astacus*. in: Mitteil. Z. Stat. Neapel. Bd. 12.
1886. Patten, W.: Eyes of Molluscs and Arthropods. ibid. Bd. 6.
1889. Pedaschenko, D. D.: Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis* L. in: Trav. Soc. Natural. Pétersbourg Vol. 26.
1899. Petrunkewitsch, A.: Die Verdauungsorgane von *Periplaneta orientalis* und *Blatta germanica*. in Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 13.
1900. Pierantoni, U.: Contribuzione allo studio del sistema nervoso stomatogastrico degli Ortotteri saltatori. in: Atti Accad. Napoli (2) Vol. 10.
1901. —: Nuovo Contributo alla conoscenza del sistema nervoso stomato-gastrico degli Ortotteri. in: Boll. Soc. Natural. Napoli Vol. 15.
1876. Plateau, F.: Note sur les phénomènes de la digestion chez la *Blatta americana*. in: Bull. Acad. R. Belg. (2) Vol. 41.
1900. Prenant, A.: Notes cytologiques. Cellules trachéales des Oestres. in: Arch. Anat. Micr. Paris T. 3.
1902. Prowazek, S.: Vitalfärbungen an Insekten. in: Allg. Zeit. Entomol. Bd. 7, No. 1.
1890. Ramon y Cajal, S.: Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des insectes. in: Zeit. wiss. Micr.. Vol. 7.
1888. Rath, O. vom: Ueber die Hautsinnesorgane der Insekten. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 46.
1891. —: Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. in: Z. Anz. Bd. 14.
1892. —: Ueber die von C. Claus beschriebene Nervenendigung in den Sinneshaaren der Crustaceen. ibid. Bd. 15.
1894. —: Ueber die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach der Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. in: Ber. Naturfor. Ges. Freiburg. Bd. 9.
1896. —: Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 61.
1891. Retzius, G.: Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. in: Biol. Unters. Retzius (2) Bd. 1.
1895. —: Das sensible Nervensystem der Crustaceen. ibid. Bd. 7.
1896. Sadones, J.: L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. in: La Cellule Vol. 11.
1900. Samter, M.: Studien zur Entwicklungsgeschichte der Leptodora hyalina Lillj. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 68.
1899. Sayce, O. A.: On the Structure of the Alimentary System of *Gryllotalpa australis* (Erich.), with some Physiological Notes. in: Proc. R. Soc. Victoria Melbourne (2) Vol. 11.
1887. Schneider, A.: Ueber den Darm der Arthropoden, besonders der Insekten. in: Z. Anzeiger Vol. 10 und in: Z. Beiträge Vol. 2.
1899. Schwartze, E.: Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 66.

1899. Sinéty, R. de: Les tubes de Malpighi chez les Phasmes. in: Bull. Soc. Ent. France.
1901. —: Prétendue absorption de graisse par le jabot chez les Blattes. ibid. No. 14.
1901. —: Recherches sur la biologie et l'anatomie des *Phasmes*. Parthénogenèse. — Mues. — Tubes de Malpighi. — Prétendus ganglions sympathiques de la 1. paire. — Membranes trachéolaires. — Appareil génital (etc.). Lierre.
1886. Vangel, Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers *Hydrophilus piceus*. in: Termész. Füset. (Nat. Hefte) Pest. Vol. 10.
1901. Vejdovsky, F.: Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 69.
1901. Vigier, P.: Sur l'origine des parasomes ou pyrénosomes dans les cellules de la glande digestive de l'Écrevisse. in: Compt. Rend. T. 132.
1899. Voinov, D. N.: Recherches physiologiques sur l'appareil digestif et le tissu adipeux des larves des Odonates. in: Bull. Soc. Sc. Bucarest. Anul 8.
1899. Wahl, B.: Ueber das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von *Eristalis tenax* L. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 12.
1899. Waite, F. C.: The structure and development of the antennal glands in *Homarus americanus* Milne-Edwards in: Bull. Mus. Harward Coll. Vol. 35.
1901. Wallengren, H.: Ueber das Vorkommen und die Verbreitung der sog. Intestinaldrüsen bei den Decapoden. in: Zeit. wiss. Z. Vol. 70.
1886. Wielowiejski, H. v.: Ueber das Blutgewebe der Insekten. ibid. Bd. 43.
1890. Wistinghausen, C. v.: Tracheenendigungen in den Sericterien der Raupen. ibid. Bd. 49.
1888. Zacharias, O.: Ueber *Psorospermium Haeckelii*. in: Z. Anz. Bd. 11.

Mollusca.

(Weitere Litteratur bis 1900 siehe in Lang, Vergleichende Anatomie, 2. Auflage 1900; Mollusken, bearbeitet von Hescheler.)

1901. Ahting, K.: Untersuchungen über die Entwicklung des Bojanus'schen Organs und des Herzens der Lamellibranchier. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 36.
1897. Apathy, St.: Das leitende Element des Nervensystems etc. Mitteilung I. in: Mitteil. Z. Stat. Neapel. Bd. 12.
1901. Biedermann, W.: Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 36.
1899. Biedermann, W. & Moritz, P.: Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. 3. Ueber die Funktion der sog. Leber der Mollusken. in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 75.
1901. Borhenek, A.: L'Anatomie fine de la cellule nerveuse de *Helix pomatia* L. in: C. R. Assoc. Anatomist, 3. Sess.
1901. Conklin, E. G.: Centrosome and Sphere in the Maturation, Fertilization and Cleavage of *Crepidula*. in: Anat. Anz. Bd. 19.
1899. Creighton, Ch.: Microscopic Researches on Glycogen. Part 2. Glycogen of Snails and Slugs in Morphological and Physiological Correspondence with the Lymph System of Vertebrates. London.
1899. Cuénot, L.: L'éxcrétion chez les Mollusques. in: Arch. Biol. T. 16.
1899. —: La fonction excrétrice du foie des Gastropodes pulmonés. Critique d'un travail de Biedermann et Moritz. in: Arch. Z. Expérim. (3). T. 7.
1899. Dastre, A.: La chlorophylle du foie chez les Mollusques. in: Journ. Phys. Path. Gén. Paris. T. 1.
1902. Dor, L.: Urobiline des Gastéropodes. in: C. R. Soc. Biol. Paris. T. 54 No. 2.
1901. Drew, G. A.: The Life History of *Nucula delphinodonta* (Mighels). in: Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 44 P. 3.
1902. Drummond, J. M.: Notes on the Development of *Paludina vivipara*, with Special Reference to the Urogenital Organs and Theories of Gasteropod Torsion. in: Proc. R. Soc. London. Vol. 69 No. 455.
1899. Ellermann, W.: Ueber die Struktur der Darmepithelzellen von *Helix*. in: Anat. Anz. Bd. 16.
1880. Engelmann, T. W.: Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 13.
1901. Enriques, P.: Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. in: Mitteil. Z. Stat. Neapel. Bd. 15.

1900. Faussek, V.: Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. ibid. Vol. 14.
1886. Frenzel, J.: Zum feineren Bau des Wimperapparates. in: Arch. micr. Anat. Vol. 28.
1899. Havet, J.: Note préliminaire sur le système nerveux des *Limax* (méthode de Golgi). in: Anat. Anz. Bd. 16.
1900. Hesse, R.: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. 6. Die Augen einiger Mollusken. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 68.
1900. Holmes, S. J.: The Eearly Development of *Planorbis*. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 16.
1900. —: The early cleavage and formation of the mesoderm of *Serpulorbis squamigerus* Carpenter. in: Biol. Bull. Vol. 1.
1901. Krembzow, E.: Ueber den Bau und die Entwicklung der Rückenanhänge der Aeolidier. in: Arch. micr. Anat. Bd. 59 Heft 2.
1898. Lenhossek, M. v.: Ueber Flimmerzellen. in: Verh. anat. Ges. XII. Vers. Kiel.
1901. Lillie, F. R.: The Organisation of the Egg of *Unio*, based on a study of its maturation, fertilization and cleavage. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 17.
1897. Mc Clure, Ch. F. W.: The finer structure of the nerve cells of Invertebrates. 1. Gastropoda. in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 11.
1900. Mac Munn, C. A.: On the Gastric Gland of Mollusca and Decapod Crustacea: its Structure and Functions. in: Phil. Trans. Vol. 193 B.
1901. Meisenheimer, J.: Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* Pall. in: Zeit. wiss. Z. Bd 69.
1901. —: Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei *Cyclas* im Verhältnis zu den übrigen Mollusken. ibid. Bd. 69.
1900. Pelseneer, P.: Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. in: Mém. Cour. Acad. Sc. Belg. T. 57.
1899. Peter, K.: Das Centrum für die Flimmer- und Geisselbewegung. in: Anat. Anz. Bd. 15.
1901. Plate, L. H.: Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen (Fortsetz.). Nachträge zum Teil B. in: Fauna Chilens. Bd. 2 Hft. 2.
1900. Sarasin, P. & F.: Aus der Entwicklungsgeschichte und Anatomie von *Vaginula*. in: Ders. Mat. z. Naturg. v. Celebes. Bd. 2.
1900. Smidt, H.: Ueber die Darstellung der Begleit- und Gliazellen im Nervensystem von Helix mit der Golgimethode. in: Arch. micr. Anat. Bd. 55 Hft. 3.
1901. —: Weitere Untersuchungen über die Glia von *Helix*. in: Anat. Anz. Bd. 19.
1901. —: Ganglienzellen in der Schlundmuskulatur von Pulmonaten. in: Arch. micr. Anat. Bd. 57.
1902. —: Die intraepithelialen freien Nervenendigungen bei *Helix* und ihre Beziehungen zu Sinneszellen und Drüsen. in: Anat. Anz. Bd. 20.
1900. Stempell, W.: Ueber die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen. in: Biol. Centralbl. Bd. 20.
1900. Veratti, E.: Ricerche sul sistema nervoso dei Limax. in: Mem. Ist. Lomb. Sc. Milano. Vol. 9.

Cnidarier.

(Weitere Angaben über Nesselzellen bei Lendenfeld 1887 und 1897, im übrigen ausführliches Litteraturverzeichnis bei Delage & Hérouard 1901.)

1900. Allen, C. M.: A Contribution to the Development of *Parypha crocea*. in: Biol. Bull. Boston. Vol. 1.
1872. Allman, G. J.: A monograph of the Gymnoplastic or Tubularian Hydroids. Part I und II. in: Ray Society for 1870—72, London.
1900. Appellöf, A.: Studien über Actinien-Entwicklung. in: Bergens Mus. Aarbog. No. 1.
1898. Ashworth, J. H.: The Stomodaeum, Mesenterial Filaments and Endoderm of Xenia. in: Proc. R. Soc. London. Vol. 63.
1899. —: The Structure of *Xenia Hicksoni*, nov. sp., with some Observations an *Heteroxenia Elizabethae*, Kölliker. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 42.
1901. Bedot, M.: Matériaux pour servir à l'histoire des Hydroïdes. in: Revue Suisse Z. T. 9.
1898. Beneden, E. van: Les Anthozoaires de la „Plankton-Expedition". in: Ergeb. Plankton Exp. Bd. 2.
1899. Bourne, G. C.: Studies on the Structure and Formation of the Calcareous Skeleton of the Anthozoa. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 41.

1890. BOVERI, TH.: Ueber Entwicklung und Verwandtschaftsbeziehungen der Actinien. in: Zeit. wiss. Z.
1891. BRAUER, A.: Ueber die Entwicklung von *Hydra*. ibid. Bd. 52.
1895. BROWN, W. L.: Note on the chemical constitution of the mesogloea of *Alcyonium digitatum*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 37.
1897. CHUN, C.: Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. in: Ergeb. Plankton Exp. Bd. 2.
1897. —: Ueber den Bau und die morphologische Auffassung des Siphonophoren. in: Verh. D. Z. Ges. 7. Vers.
1898. —: Ueber den Excretionsporus an der Pneumatophore von Physophora. in: Z. Anz. Bd. 21.
1881. CLAUS, C.: Zur Kenntnis der Aufnahme körperlicher Elemente von Entodermzellen der Coelenteraten. ibid. Bd. 4.
1901. DELAGE, Y. & HÉROUARD, E.: Traité de Zoologie concrète. II. 2me Partie. Les Coelentérés. Paris.
1892. FAUROT, L.: Sur le développement du *Cerianthus membranaceus*. in: Bull. Soc. Z. France Année 17.
1895. —: Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies. in: Arch. Z. Expérim. (3) T. 3.
1897. FOWLER, H.: Contributions to our Knowledge of the Plankton of the Faeroe Channel. No. 3. The Later Development of Arachnactis albida (M. Sars) etc. in: Proc. Z. Soc. London.
1897. GÖTTE. A.: Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 63.
1888. GREENWOOD, M.: On Digestion in *Hydra*, with some Observations on the Structure of the Entoderm. in: Journ. Phys. Vol. 9.
1897. GRÖNBERG. G.: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Tubularia. in: Z. Jahr. Abt. Morph. Bd. 11.
1882. HAMANN, O.: Organismus der Hydroidpolypen. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 15.
1882. —: Studien über Coelenteraten. ibid. Bd. 15.
1878. HERTWIG, O. & R.: Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig.
1878. —: Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena.
1879. —: Die Actinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems untersucht. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 13.
1882. HERTWIG, R.: Bau der Ovarien bei den Anthozoen. ibid. Sitz. Ber.
1895. HICKSON, S. J.: The anatomy of Alcyonium digitatum. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 37.
1895. —: On the development of Alcyonium. in: Rep. 64. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc.
1883. JICKELI, C. F.: Der Bau der Hydroidpolypen. I und II. in: Morph. Jahrb. Bd. 8.
1872. KLEINENBERG, N.: *Hydra*, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig.
1899. LABBÉ, A.: L'ovogenèse dans les genres *Myriothela* et *Tubularia*. in: Arch. Z. Expérim. (3) T. 7.
1887. LENDENFELD, R. VON: Die Nesselzellen. Biol. Centralbl. Bd. 7.
1897. —: Die Nesselzellen der Cnidaria. ibidem. Bd. 17.
1899. MC MURRICH, J. P.: Contributions to the Morphology of the Actinozoa. 5. The Mesenterial Filaments in *Zoanthus sociatus* (Ellis). in: Z. Bull. Boston. Vol. 2.
1880. METSCHNIKOFF, E.: Ueber die intracelluläre Verdauung bei Cölenteraten. in: Z. Anz. No. 56.
1884. —: Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 5.
1901. MORGENSTERN, P.: Untersuchungen über die Entwicklung von *Cordylophora lacustris* Allman. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 70.
1887. NUSSBAUM, M.: Ueber die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Mitteilung II. *Hydra*. in: Arch. micr. Anat. Bd. 29.
1893. —: Geschlechtsentwicklung bei Polypen. in: Verh. Nat. Ver. Bonn Jahrg. 49 Sitz. Med. Sect.
1900. PRENANT, A.: Notes cytologiques. 5. Contribution à l'étude des cellules ciliées et des éléments analogues. in: Arch. Anat. Micr. Paris. T. 3.
1898. SCHAEPPI, TH.: Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 32.

1896. Schloesing, Th. fils & Richard, J.: Recherche de l'argon dans les gaz de la vessie natatoire des Poissons et des Physalies. in: Compt. Rend. T. 122.
1890. Schneider, K. C.: Histologie von *Hydra fusca* mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen. in: Arch. micr. Anat. Bd. 35.
1893. —: Einige histologische Befunde an Cölenteraten. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 27.
1896. —: Mitteilungen über Siphonophoren. 2. Grundriss der Organisation der Siphonophoren. in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 9.
1898. —: idem. 3. Systematische und andere Bemerkungen. in: Z. Anz. Bd. 21.
1899. —: idem. 4. Nesselknöpfe. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 11.
1900. —: idem. 5. Nesselzellen. ibid. Bd. 12.
1871. Schulze, F. E.: Ueber den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris* (Allman). etc. Leipzig.
1883. Weismann, A.: Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena.
1893. Willem, V.: L'absorption chez les Actinies et l'origine des filaments mésentériques. in: Z. Anz. Bd. 16.
1890. Zoja, R.: Alcune ricerche morfologiche e fisiologiche sull' *Hydra*. in: Boll. Sc. Pavia Anno 12.
1892. —: Die vitale Methylenblaufärbung bei *Hydra*. in: Z. Anz. Bd. 15.
1893. —: Sur quelques particularités de structure de l'Hydre (système nerveux). in: Arch. Ital. Biol. T. 18.
1895. —: Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune Meduse (e di altri organismi). in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 1.
1898. Zykoff, W.: Ueber die Bewegung der Hydra fusca. in: Biol. Centralbl. Bd. 18.

Echinodermen.

(Ausführliche Litteraturverzeichnisse über Holothurien, Asteroiden, Ophiuroiden und Echinoiden in Bronn's Tierreich. Ueber Crinoiden siehe bei Hamann 1889.)

1895. Barthels, Ph.: Notiz über die Excretion der Holothurien. in: Z. Anz. Jahrg. 18.
1896. Bather, F. A.: The Term „Syzygy" in the Description of Crinoids. ibid. Bd. 19.
1901. Boveri, Th.: Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve von *Strongylocentrotus lividus*. in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 14.
1889. Bronn, H. G.: Classen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. II, Abt. III. Echinodermen (Stachelhäuter). Lieferung 1—16: Holothuria, 17—28: Asteroidea, 29—41: Ophiuroidea, 42—48: Echinoidea. Pag. 1—623 von Ludwig, 624—1094 von Hamann bearbeitet.
1895. Bury, H.: The Metamorphosis of Echinoderms. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 38.
1893. Chapeaux, M.: Sur la nutrition des Echinodermes. in: Bull. Acad. Belg. (3). T. 26.
1898. Clark, H. L.: *Synapta vivipara*, a Contribution to the Morphology of Echinoderms. in: Mem. Boston Soc. N. H. Vol. 5.
1895. Crety, C.: Contribuzione alla conoscenza dell' ovo ovarico. in: Ricerche Lab. Anat. Roma. Vol. 4.
1901. Cuénot, L.: Études physiologiques sur les Astéries. in: Arch. Z. expérim. (3). T. 9.
1898. Goto, S.: The Metamorphosis of *Asterias pallida*, with Special Reference to the Fate of the Body Cavities. in: Journ. Coll. Sc. Japan. Vol. 10.
1898. —: Some Points in the Metamorphosis of *Asterina gibbosa*. ibidem. Vol. 12.
1896. Haeckel, E.: Die Amphorideen und Cystoideen. in: Festschrift für Gegenbaur. Leipzig. Bd. 1.
1889. Hamann, O.: Anatomie und Histologie der Ophiuren und Crinoiden. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 23.
1895. Hérouard, E.: De l'excrétion chez les Holothuries. in: Bull. Soc. Z. France Vol. 20.
1897. Iwanzoff, N.: Muskelelemente der Holothurien und ihr Verhalten zum Methylenblau. in: Arch. micr. Anat. Bd. 49.
1900. Lindemann, W.: Ueber einige Eigenschaften der Holothurienhaut. in: Zeit. Biol. Bd. 39.
1897. Ludwig, H.: Die Seesterne des Mittelmeeres. in: Fauna Flora Golf. Neapel Monogr. 24.
1894. Mac Bride, E. W.: The Organogeny of *Asterina gibbosa*. in: Proc. R. Soc. London. Vol. 54.

1896. Mac Bride, E. W.: The Development of *Asterina gibbosa.* in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 38.
1898. —: Notes on Asterid development. A criticism of Seitaro Goto's work on *Asterias pallida.* in: Z. Anz. Bd. 21.
1899. —: On the Origin of Echinoderms. in: Proc. 4. Internat. Congress Z.
1899. —: The Development of Echinoids. Part 1. The Larvae of Echinus miliaris and Echinus esculentus. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 42.
1900. —: Notes on Asterid development. No. 2. The development of the coelom in *Asterina gibbosa.* in: Z. Anz. Bd. 23.
1901. —: The Development of *Echinus esculentus.* in: Tagebl. V. Internat. Z.-Congr. No. 8 und in: Proc. R. Soc. London. Vol. 69.
1901. —: Masterman, A.: Development of *Cribella oculata.* in: Proc. R. Phys. Soc. Edinbgh. Vol. 14.
1901. Pfeffer, W.: Die Sehorgane der Seesterne. in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Vol. 14.
1894. Russo, A.: Contribuzione alla genesi degli organi negli Stelleridi. in: Atti Accad. Napoli (2). Vol. 6.
1897. —: Per un recente lavoro di E. W. Mac Bride sullo sviluppo dell' Asterina gibbosa. in: Boll. Soc. Natural. Napoli. Vol. 10.
1897. —: Nuovo contributo all' embriologia degli Echinodermi. ibid. Vol. 10.
1897. —: Sul cosidetto canale problematico delle Oloturie. etc. ibid. Vol. 11.
1898. —: Nuove osservazioni sulla morfologia degli Echinodermi. in: Monitore Z. Ital. Anno 9.
1899. —: Sulla omologia dell' organo assile dei Crinoidei e su altre quistioni riguardanti la morfologia degli Echinodermi. in: Z. Anz. Bd. 22.
1900. —: Sulla funzione renale dell' organo genitale delle Oloturie. in: Monit. Z. Ital. Anno 11 Suppl. oder in: Ric. Labor. Anat. Roma. Vol. 8.
1900. —: Sull aggruppamento dei primi elementi sessuali nelle larve di *Antedon rosacea* Linck e sul valore che ne deriva per i rapporti di affinità tra Crinoidea, Holothurioidea e Cystoidea. in: Atti Accad. Lincei Rend. (5). Vol. 9. Sem. 1.
1901. —: Sullo sviluppo dell' apparato madreporico di *Antedon* — (a proposito di alcune ricerche paleontologiche di Otto Jaekel). in: Z. Anz. Bd. 24.
1897. Saint-Hilaire, C.: Ueber die Wanderzellen in der Darmwand der Seeigel. in: Trav. Soc. Imp. Natur. Pétersbourg. Vol. 27.
1895. Schultz, E.: Ueber den Process der Excretion bei den Holothurien. in: Biol. Centralbl. Bd. 15.
1897. Stone, E. A.: Some observations on the physiological function of the pyloric coeca of Asterias vulgaris. in: Amer. Natural. Vol. 31.
1896. Theel, H.: Remarks on the Activity of Amöboid Cells in the Echinoderms. in: Festskrift Lilljeborg Upsala.
1896. Ziegler, H. E.: Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. in: Verh. D. Z. Ges. Vers. 6.

Trimeria.

(Enteropneusten, Tentaculaten, Chätognathen.) Ausführliche Litteraturangaben siehe bei Delage & Hérouard.

1873. Bütschli, O.: Zur Entwicklungsgeschichte der *Sagitta.* in: Zeit. wiss. Z. Bd. 23.
1896. Conant, F. S.: Notes on the Chaetognaths. in: J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 15.
1897. Delage, Y. & Hérouard, E.: Traité de Zoologie concrète. T. 5. Les Vermidiens. Paris.
1898. —: idem. T. 8. Les Procordés. Paris.
1883. Grassi, G. B.: I Chetognati. Anatomia e Sistematica con aggiunte embriologiche. in: Fauna Flora Golf Neapel. Bd. 5.
1880. Hertwig, O.: Die Chaetognathen. Eine Monographie. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 14.
1901. Ikeda, J.: Observations on the Development, Structure and Metamorphosis of Actinotrocha. in: Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo. Vol. 13.
1892. Jourdain, S.: Sur l'embryogénie des Sagitta. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (6). 9.
1894. Mac Bride, E. W.: A Review of Professor Spengels Monograph on *Balanoglossus.* in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 36.
1897. Masterman, A. T.: On the Diplochorda. 1. The Structure of *Actinotrocha.* 2. The Structure of *Cephalodiscus.* ibid. (2) Vol. 40.
1897. —: On the „Notochord" of *Cephalodiscus.* in: Z. Anz. Bd. 20.
1899. —: idem. ibid. Bd. 22.

1900. Masterman, A. T.: On the Further Anatomy and the Budding Processes of *Cephalodiscus dodecalophus* (M'Intosh). in: Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. 39.
1900. —: On the Diplochorda. 3. The Early Development and Anatomy of *Phoronis Buskii* Mc J. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) V. 43.
1901. — Professor Roule upon the Phoronidea. in: Z. Anz. Bd. 24.
1894. Morgan, T. H.: The Development of *Balanoglossus*. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 9.
1894. Ritter, W. E.: On a new *Balanoglossus* Larva from the Coast of California, and ists Position of an Endostyle. in: Z. Anz. Jahrg. 17.
1898. Roule, L.: Sur la place des Phoronidiens dans la classification des animaux et sur leurs relations avec les Vertébrés. in: Compt. Rend. T. 127.
1900. —: Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. in: Ann. Sc. Nat. (8). T. 11.
1900. —: Remarque sur un travail récent de M. Masterman concernant le développement embryonnaire des Phoronidiens. in: Z. Anz. Bd. 23.
1897. Schultz, E.: Ueber Mesodermbildung bei *Phoronis*. in: Trav. Soc. Natural. Pétersbourg. Vol. 28.
1901. Schulz, K.: Untersuchungen über den Bau der Bryozoen mit besonderer Berücksichtigung der Excretionsorgane. in: Arch. Naturgesch. Jahrg. 67. Bd. 1.
1893. Spengel, J. W.: Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. in: Fauna Flora Golf Neapel. Bd. 18.
1901. —: Die Benennung der Enteropneusten-Gattungen. in: Z. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 15.
1892. Strodtmann, S.: Die Systematik der Chaetognathen etc. in: Arch. Naturgesch. 58.
1897. Willey, A.: On *Ptychodera flava* Eschscholtz. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 40.
1899. —: Enteropneusta from the South Pacific, with notes on the West Indian Species. in: Z. Results Willey Cambridge.
1899. —: Remarks on some recent Work on the Protochorda, with a Condensed Account of some Fresh Observations on the Enteropneusta. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 42.

Homomeria (Amphioxus).

(Vollständiges Litteraturverzeichnis bei Burchardt 1900; siehe auch bei Delage & Hérouard 1898.)

1900. Burchardt, E.: Beiträge zur Kenntnis des *Amphioxus lanceolatus* etc. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 34.
1898. Delage, Y. & Hérouard, E.: Traité de Zoologie concrète. T. 8. Les Procordés. Paris.
1902. Goodrich, E. S.: On the Structure of the Excretory Organs of *Amphioxus*. Part. I. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). V. 45.
1901. Joseph, H.: Einige anatomische und histologische Notizen über *Amphioxus*. in: Arb. Z. Inst. Wien. T. 13.
1900. Mac Bride, E. W.: Further Remarks on the Development of *Amphioxus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 43.
1901. Morgan, T. H. & Hazen, A. P.: The Gastrulation of *Amphioxus*. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 16.
1889. Wolff, G.: Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 23.

Vertebraten.

(Nur die Litteratur der letzten 5 Jahre ist ziemlich vollständig, soweit die im Buch besprochenen Organe in Betracht kommen, zusammengestellt; betreffs der älteren Litteratur vergleiche die Zusammenstellungen im Wiedersheim.)

1. Haut.

1896. Auburtin, G.: Das Vorkommen von Kolbenhaaren und die Veränderungen derselben beim Haarwiederersatz. in: Arch. micr. Anat. Bd. 47.
1900. Ancel, P.: Recherches sur le développement des glandes cutanées de la Salamandre terrestre (Note préliminaire). in: C. R. Soc. Biol. Paris. T. 52.
1900. —: A propos de l'origine des glandes cutanées de la Salamandre. ibid.
1901. —: Sur l'origine des glandes cutanées de la Salamandre. in: C. R. Assoc. Anatomist. 3. Sess.

1901. Apolant, H.: Ueber den Verhornungsprozess. in: Arch. micr. Anat. Bd. 57.
1896. Assheton, R.: Notes on the Ciliation of the Ectoderm of the Amphibian Embryo. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 38.
1894. Bauer, K.: Beiträge zur Kenntnis der Talgdrüsen der menschlichen Haut. in: Morph. Arb. v. G. Schwalbe. Bd. 3.
1897. Botezat, E.: Die Nervenendigungen an den Tasthaaren von Säugetieren. in: Arch. micr. Anat. Bd. 50.
1894. Brunn, A. v.: Zur Kenntnis der Haarwurzelscheide. ibid. Bd. 44.
1895. Cohn, Th.: Ueber Intercellularlücken und Kittsubstanz. in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 5.
1889. Davies, H. R.: Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehung zu anderen Integumentgebilden. in: Morph. Jahrb. Bd. 15.
1899. De Almeida, C.: Zur Kenntnis der Vacuole des Fettzellkernes. in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 12.
1899. Dogiel, A. S.: Zur Frage über den Bau der Herbst'schen Körperchen und die Methylenblaufixierung nach Bethe. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 66.
1900. — & Willanen, K.: Die Beziehungen der Nerven zu den Grandry'schen Körperchen. ibid. Bd. 67.
1894. Drasch, O.: Der Bau der Giftdrüsen des gefleckten Salamanders. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1894. Ehrmann, L.: Ueber die Entwicklung des Pigments bei den urodelen Amphibien. in: Centralbl. Phys. Bd. 8.
1896. Ehrmann, E.: Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen des Menschen und der Wirbeltiere in ihrer Entwicklung nebst Bemerkungen über Blutbildung und Haarwechsel. in: Bibl. Med. Cassel Abt. D II. Hft. 6.
1896. Fañanás, S.: Terminación de los tubos secretorios de las glándulas sudoriparas. in: Rev. Trimestr. Microgr. Madrid. Vol. 1.
1896. Ficalbi, E.: Ricerche sulla struttura minuta della pelle degli Anfibi. Pelle degli Anuri della famiglia delle Hylidae. in: Atti Accad. Peloritana Anno 11 Messina.
1896. Fischel, A.: Ueber Beeinflussung der Pigmentierung durch Wärme und Licht. in: Lotos Prag.
1900. —: Zur Histologie der Urodelen-Cornea und des Flimmerepithels. in: Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 15.
1901. —: Untersuchungen über vitale Färbung. ibid. 1. Abt. Bd. 16.
1895. Flemming, W.: Ueber Intercellularlücken des Epithels und ihr Inhalt. ibid. 1. Abt. Bd. 6.
1896. —: Der Einfluss des Lichtes auf die Pigmentierung der Salamanderlarve. in: Arch. micr. Anat. Bd. 48.
1897. —: Weitere Bemerkungen über den Einfluss von Licht und Temperatur auf die Färbung der Salamanderlarve. ibid.
1899. Foà, C.: Sulla fine struttura degli epitelii parimentosi stratificati. in: Atti Accad. Torino. Vol. 34 oder in: Arch. Ital. Biol. T. 32.
1896. Gehuchten, A. van: Les nerfs des poils. in: Mém. Cour. Acad. Belge. T. 49.
1895. Günther, M.: Haarknopf und innere Wurzelscheide des Säugetierhaares. Dissert. Berlin.
1896. —: Ueber die Elemente der inneren Wurzelscheide und den Haarknopf des Säugetierhaares. in: Verh. Anat. Ges. Vers. 10.
1897. Kapelkin, W.: Der histologische Bau der Haut von *Petromyzon*. in: Bull. Soc. Natural. Moscou (2). T. 10.
1896. Keibel, F.: Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. in: Anat. Hefte. 2. Abt. Bd. 5.
1897. Kromayer, E.: Einige epitheliale Gebilde in neuer Auffassung. Beiträge zur Pigmentfrage. in: Dermat. Zeit. Bd. 4.
1899. —: Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Entwicklungsmechanische und histopathogenetische Untersuchungen etc. in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 8.
1899. Ksjunin, P.: Zur Frage über die Nervenendigungen in den Tast- oder Sinushaaren. in: Arch. micr. Anat. Bd. 54.
1900. —: Ueber das elastische Gewebe des Haarbalgs der Sinushaare nebst Bemerkungen über die Blutgefässe der Haarpapille. ibid. Bd. 57.
1894. Marc, S.: Beiträge zur Pathogenese der Vitiligo und zur Histogenese der Hautpigmentierung. (etc.). in: Arch. Path. Anat. Bd. 136.
1892. Maurer, F.: Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen, und deren gegenseitige Beziehungen, ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetierhaare. in: Morph. Jahrb. Bd. 18.

1892. Maurer, F.: Die Entwicklung des Bindegewebes bei *Siredon pisciformis* und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. ibid. Bd. 18.
1895. —: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig.
1898. —: Zur Kritik meiner Lehre von der Phylogenese der Säugetierhaare. in: Morph. Jahrb. Bd. 26.
1897. Mayer, S.: Zur Lehre vom Flimmerepithel, insbesondere bei Amphibienlarven. in: Anat. Anz. Bd. 14.
1898. —: Einige Versuche und Beobachtungen am Haare. in: Zeit. Heilk. Berlin. Bd. 19.
1893. Nicoglu, Ph.: Ueber die Hautdrüsen der Amphibien. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 56.
1900. Phisalix, M. C.: Recherches embryologiques, histologiques et physiologiques sur les glandes à venin de la Salamandre terrestre. in: Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. No. 6.
1900. —: Travail sécrétoire du noyau dans les glandes granuleuses de la Salamandre terrestre. in: C. R. Soc. Biol. Paris. T. 52.
1900. —: Sur les clasmatocytes de la peau de la Salamandre terrestre et de sa larve. ibid.
1894. Post, H.: Ueber normale und pathologische Pigmentierung der Oberhautgebilde. in: Arch. Path. Anat. Bd. 135.
1900. Prowazek, S.: Beitrag zur Pigmentfrage. in: Z. Anz. Bd. 23.
1901. —: Zellthätigkeit und Vitalfärbung. ibid. Bd. 24.
1894. Rabl, H.: Ueber die Entwicklung des Pigments in der Dunenfeder des Hühnchens. in: Centralbl. Phys. Bd. 8.
1896. —: Ueber die Kerne der Fettzellen. in: Arch. micr. Anat. Bd. 47.
1896. —: Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde mit besonderer Rücksicht auf die Verhornung. ibid. Bd. 48.
1897. —: Bleiben die Protoplasmafasern in der Körnerschichte der Oberhaut erhalten? in: Arch. Derm. Syph. Bd. 41.
1897. —: Pigment und Pigmentzellen in der Haut der Wirbeltiere. in: Anat. Hefte. 2. Abt. Bd. 6.
1898. Ranvier, L.: Histologie de la peau. La matière grasse de la couche cornée de l'épiderme chez l'Homme et les Mammifères. in: Compt. Rend. T. 127.
1898. —: Histologie de la peau. La graisse épidermique des Oiseaux. ibid. T. 127.
1899. —: Histologie de la peau. Définition et nomenclature des couches de l'epiderme chez l'Homme et les Mammifères. ibid. T. 128.
1899. —: Histologie de la peau. Sur quelques réactions histochimiques de l'éléidine. ibid. T, 128.
1897. Regazzi, G.: Lo stato attuale delle conoscenze sulla struttura del tegumento degli Anfibi, con speciale studio sulla minuta fabbrica della pelle del *Bufo viridis*. Verona.
1893. Reid, E. W.: The Process of Secretion in the Skin of the Common Eel. in: Proc. R. Soc. London. Vol. 54.
1894. Retterer, E.: Premiers phénomènes du développement des poils du Cheval. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 1.
1898. Röse, C.: Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei den niederen Vertebraten. in: Anat. Anz. Bd. 14.
1897. Rosenstadt, B.: Studien über die Abstammung und die Bildung des Hautpigments. in: Arch. micr. Anat. Bd. 50.
1898. Ruffini, A: Sulla presenza di nuove forme di terminazioni nervose nello strato papillare e subpapillare della cute dell' Uomo con un contributo allo studio della struttura dei corpuscoli del Meissner. Siena.
1896. Schulze, F. E.: Ueber die Verbindung der Epithelzellen unter einander. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin.
1898. Stameni, P.: Des terminaisons nerveuses dans les glomérules des glandes sudorifères de l'Homme. in: Arch. Ital. Biol. T. 29.
1900. Stassano, H. & Haas, G. E.: Contribution à la physiologie des clasmatocytes. in: C. R. Soc. Biol. Paris. T. 52.
1889. Studer, Th.: Die Forschungsreise S. M. S. „Gazelle" in den Jahren 1874—1876. 3. Teil. Zoologie und Geologie. Berlin.
1897. Studnička, F. K.: Ueber die Structur der sog. Cuticula und die Bildung derselben aus den intercellularen Verbindungen in der Epidermis. in: Sitz. Ber. Böhm. Ges. Wiss. Prag Math. Nat. Cl.
1898. —: Ueber die intercellularen Verbindungen, den sog. Cuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen. ibid. No. 22.
1898. Tomes, Ch. S.: Upon the Structure and Development of the Enamel of Elasmobranch Fishes. in: Phil. Trans. Vol. 190B.

1900. TONKOFF, W.: Ueber die elastischen Fasern in der Froschhaut. in: Arch. micr. Anat. Bd. 57.
1894. UNNA, P. G.: Hyalin und Kolloid im bindegewebigen Abschnitt der Haut. in: Monatsh. Prakt. Dermat. Hamburg. Bd. 19.
1894. —: Ueber Protoplasmafärbung nebst Bemerkungen über die Bindegewebszellen der Cutis. ibid.
1895. —: Die Function der Knäueldrüsen des Menschen. in: Arb. Unna's Klinik Hautkrankh. Berlin.
1898. —: Der Nachweis des Fettes in der Haut durch sekundäre Osmirung. in: Monatsh. Pract. Derm. Hamburg. Bd. 26.
1898. —: Ueber die Fettfunction der Knäueldrüsen und die Durchsetzung der Haut mit Fett. in: Verh. Anat. Ges. 12. Vers.
1893. VOLLMER, E.: Ein Beitrag zur Lehre von der Regeneration, speciell der Hautdrüsen der Amphibien. in: Arch. micr. Anat. Bd. 42.
1900. WEIDENREICH, F.: Ueber Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. ibid. Bd. 56.
1901. —: Weitere Mitteilungen über den Bau der Hornschicht der menschlichen Epidermis und ihren sog. Fettgehalt. ibid. Bd. 57.
1898. WEISS, O.: Ueber die Hautdrüsen von *Bufo cinereus*. ibid. Bd. 53.
1889. WOLFF, G.: Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 23.

2. Nervensystem.

(Vergleiche vor allem LENHOSSÉK, Der feinere Bau des Nervensystems 1894 und KÖLLIKER's Gewebelehre Bd. II.)

1900. ADAMKIEWICZ, A.: Zum Blutgefässapparat der Ganglienzelle. in: Anat. Anz. Bd. 17.
1898. ARNOLD, J.: Ueber Structur und Architectur der Zellen. 2. Nervengewebe. in: Arch. micr. Anat. Bd. 52.
1898. AUERBACH, L.: Ueber die protoplasmatische Grundsubstanz der Nervenzelle und insbesondere der Spinalganglienzelle. in: Monatsschr. Psych. Neur. Bd. 4.
1900. BALLOWITZ, E.: Eine Bemerkung zu dem von GOLGI und seinen Schülern beschriebenen Apparato reticolare interno der Ganglien- und Drüsenzellen. in: Anat. Anz. Bd. 17.
1898. BETHE, A.: Ueber die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen vom Menschen und anderen Wirbeltieren. in: Morph. Arb. Schwalbe. Bd. 8.
1898. —: Ueber die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen und Nervenfasern von Wirbeltieren und Wirbellosen. in: Verh. Anat. Ges. 12. Vers.
1899. —: Die von M. v. LENHOSSÉK gewünschten Aufklärungen. in: Neur. Centralbl. Jahrg. 18.
1900. —: Einige Bemerkungen über die intracellulären Canälchen der Spinalganglienzellen und die Frage der Ganglienzellfunction. in: Anat. Anz. Bd. 17.
1900. —: Ueber die Neurofibrillen in den Ganglienzellen von Wirbeltieren und ihre Beziehungen zu den Golginetzen. in: Arch. micr. Anat. Bd. 55.
1898. BIKELES, G.: Die Phylogenese des Pyramidenvorderstranges. in: Neur. Centralbl. Jahrg. 17.
1898. —: Ueber die Localisation der centripetalen (sensiblen) Bahnen im Rückenmark des Hundes und des Kaninchens in der Höhe des obersten Lumbal- und untersten Brustteiles, sowie Untersuchungen über Anatomie und Function der grauen Substanz. in: Centralbl. Phys. Bd. 12 und in: Bull. Acad. Cracovie.
1899. BONNE, C.: Note sur le développement des cellules épendymaires. in: Bibl. Anat. Paris T. 7.
1898. BRUCKNER, J.: Note sur la structure de la cellule sympathique chez l'homme. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10) T. 5.
1898. BUEHLER, A.: Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg (2). Bd. 31.
1901. CAPOBIANCO, E.: Della partecipazione mesodermica nella genesi della nevroglia cerebrale. in: Monit. Z. Ital. Anno 12.
1898. CAPOBIANCO, F. & FRAGNITO, O.: Nuove ricerche su la genesi di rapporti mutui degli elementi nervosi e nevroglici. in: Ann. Nevrol. Milano Fasc. 2/3.
1900. CORNING, H. K.: Ueber die Färbung des „Neurokeratinnetzes" in den markhaltigen Fasern der peripheren Nerven. in: Anat. Anz. Bd. 17.
1898. COX, W. H.: Der feinere Bau der Spinalganglienzelle. in: Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 10.

1898. Cox, W. H.: Die Selbständigkeit der Fibrillen im Neuron. Eine Studie über das Granulanetz und die Fibrillen der Spinalganglienzelle. in: Internat. Monatsschr. Anat. Phys. Bd. 15.
1898. Demoor, J., Le mécanisme et la signification de l'état moniliforme des neurones. in: Trav. Lab. Inst. Solvay Bruxelles T. 2 No 2.
1897. Dogiel, A. S.: Zur Frage über den feineren Bau der Spinalganglien und deren Zellen bei Säugetieren. in: Internat. Monatsschr. Anat. Phys. Bd. 14.
1898. —: Zur Frage über den Bau der Spinalganglien beim Menschen und bei den Säugetieren. ibid. Bd. 15.
1901. Dohrn, A.: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. in: Mitteil. Z. Stat. Neapel. Bd. 15.
1898. Donaggio, A.: Contributo alla conoscenza dell' intima struttura della cellula nervosa nei Vertebrati. in: Riv. Sper. Freniatr. Vol. 24.
1898. —: Nuove osservazioni sulla struttura della cellula nervosa. ibidem.
1901. —: Sulla presenza di sottili fibrille tra le magli e del reticolo periferico nella cellula nervosa. in: Bibliogr. Anat. Nicolas T. 9.
1897. Edinger, L.: Die Entwicklung der Gehirnbahnen in der Tierreihe. in: Verh. Ges. D. Naturf. Aerzte 68. Vers. 2. Teil 2. Hälfte.
1898. Eurich, F. W.: Contributions to the Comparative Anatomy of the Neuroglia. in: Journ. Anat. Phys. London. Vol. 32.
1896. Eve, F. C.: Sympathetic Nerve Cells and their Basophil Constituent in prolonged Activity and Repose. in: Journ. Phys. Cambridge. Vol. 20.
1897. Flateau, E.: Das Gesetz der excentrischen Lagerung der langen Bahnen im Rückenmark. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin.
1897. Fleming, R. A.: Observations on the Histology of Medullated Nerve Fibres in Man and Rabbits, derived from a study of their Pathological Anatomy. in: Journ. Anat. Phys. London. Vol. 31.
1896. Flemming, W.: Ueber die Struktur centraler Nervenzellen bei Wirbeltieren. in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 6.
1900. Fragnito, O.: Lo sviluppo della cellula nervosa e i canalicoli di Holmgren. in: Ann. Nevrol. Napoli Anno 18.
1901. —: Sullo sviluppo della cellula nervosa. in: Monit. Z. Ital. Anno 12 No. 8.
1896. Gaule, J.: Ueber die Zahlen der Nervenfasern und Ganglienzellen in den Spinalganglien des Kaninchens. Nach einer Untersuchung von Ph. Lewin. in: Centralbl. Phys. Bd. 10.
1897. Gehuchten, A. van: Contribution à l'étude des cellules dorsales (Hinterzellen) de la moelle épinière des Vertébrés inférieurs. in: Bull. Acad. Belg. (3) T. 34.
1898. —: L'anatomie fine de la cellule nerveuse. in: La Cellule T. 13.
1898. —: La moelle épinière des larves des Batraciens (*Salamandra maculosa*). in: Arch. Biol. T. 15.
1898. Gehuchten, A. von & Nelis, Ch.: Quelques points concernant la structure des cellules des ganglions spinaux. in: La Cellule T. 14.
1898. Goddard, H. H.: An Experiment to test recent Theories as to Movements of Nerve Cells. in: Journ. Comp. Neur. Granville Vol. 8.
1898. Golgi, C.: Sur la structure des cellules nerveuses. in: Arch. Ital. Biol. T. 30.
1898. —: Sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. ibidem.
1899. —: De nouveau sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. ibid. T. 31.
1900. —: Intorno alla struttura delle cellule nervose della corteccia cerebrale. in: Verh. Anat. Ges. Vers. 14.
1898. Guerrini, G.: Contributo alla conoscenza dell' anatomia minuta dei nervi. in: Anat. Anz. Bd. 15.
1899. —: De l'action de la fatique sur la structure des cellules nerveuses de l'écorce. in: Arch. Ital. Biol. T. 32.
1900. Gurwitsch, A.: Die Histogenese der Schwannschen Scheide. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1901. Hatai, Sh.: On the Presence of the Centrosome in Certain Nerve Cells of the White Rat. in: Journ. Compar. Neurol. Vol. 11. Nr. 1.
1898. Heimann, E.: Beiträge zur Kenntnis der feineren Structur der Spinalganglien. in: Arch. Path. Anat. Bd. 152.
1885. Held, H.: Beiträge zur Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1897. —: idem. 2. und 3. Abhandl. ibid. und in Suppl.
1899. Hoche, A.: Vergleichend-Anatomisches über die Blutversorgung der Rückenmarksubstanz. in: Zeit. Morph. Anthrop. Stuttgart. Bd. 1.

1899. Holmgren, E.: Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen des Kaninchens und des Frosches. in: Anat. Anz. Bd. 16.
1899. —: Weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen. ibid. Bd. 16.
1899. —: Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von Lophius piscatorius Linn. in: Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 12.
1900. —: Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. ibid. Vol. 15.
1900. Kölliker, A.: Ueber Achsencylindertropfen. in: Verh. Anat. Ges. Vers. 14.
1900. —: Gegen die Entstehung von Nervenfasern aus Zellensträngen. in: Anat. Anz. Bd. 18.
1900. Kolster, R.: Ueber das Vorkommen von Centralkörpern in den Nervenzellen von Cottus scorpius. ibid. Vol. 17.
1901. —: Ueber Centralgebilde in Vorderhornzellen der Wirbeltiere. in: Anat. Hefte. Bd. 16.
1899. Krause, R.: Untersuchungen über den Bau des Centralnervensystems der Affen. in: Anh. Abh. Akad. Berlin.
1900. Krause, R. & Philippson, M.: Recherches sur la structure de la corne antérieure de la mœlle du lapin, par le moyen des injections vitales du bleu de méthylène. in: Bull. Acad. Sc. Belg.
1901. —: Untersuchungen über das Centralnervensystem des Kaninchens. in: Arch. micr. Anat. Bd. 57.
1894. Lenhossék, M. v.: Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden.
1894. —: Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Eine allgemeine Betrachtung der Structurprincipien des Nervensystems, nebst einer Darstellung des feineren Baues des Rückenmarkes. 2. Aufl. Berlin.
1898. —: Bemerkungen über den Bau der Spinalganglienzellen. in: Neur. Centralbl. Jahrg. 17.
1896. Levi, G.: Su alcune particolarità di struttura del nucleo delle cellule nervose. in: Riv. Pat. Nerv. Ment. Firenze. Vol. 1.
1897. —: Ricerche citologiche comparate sulla cellula nervosa dei Vertebrati. ibid. Vol. 2.
1898. —: Alterazioni cadaveriche della cellula nervosa studiate col metodo di Nissl. ibid. Vol. 3.
1898. —: Sulla cariocinesi delle cellule nervose. ibid.
1898. —: Considerazioni sulla struttura del nucleo delle cellule nervose. ibid.
1898. Lugaro, E.: Sulle modificazioni morfologiche funzionali dei dendriti delle cellule nervose. ibid. Vol. 3.
1898. —: Sulla struttura delle cellule dei gangli spinali nel Cane. ibid. Vol. 3.
1899. Luxemburg, J.: Ueber morphologische Veränderungen der Vorderhornzellen während der Thätigkeit. in: Neur. Centralbl. Jahrg. 18.
1898. Mackenzie, J. J.: Investigations into the Micro-chemistry of Nerve Cells. in: Rep. 67. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc.
1898. Mann, G.: Die fibrilläre Structur der Nervenzellen. in: Verh. Anat. Ges. 12. Vers.
1899. —: The Histology of Nerve Cells. in: Rep. 68. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc.
1899. Marinesco, G.: Recherches sur la biologie de la cellule nerveuse. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abt.
1899. Martinotti, C.: Sur quelques particularités de structure des cellules nerveuses. in: Arch. Ital. Biol. T. 32.
1897. Mayer, F.: Das Centralnervensystem von *Ammocoetes*. 1. Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn. in: Anat. Anz. Bd. 13.
1897. Meyer, S.: Ueber die Function der Protoplasmafortsätze der Nervenzellen. in: Ber. Mat. Phys. Cl. Sächs. Ges. Wiss.
1899. —: Ueber centrale Neuritenendigungen. in: Arch. micr. Anat. Bd. 54.
1897. Minot, Ch. S.: Die frühen Stadien und die Histogenese des Nervensystems. in: Anat. Hefte. 2. Abt. Bd. 6.
1899. Mönckeberg, G. & Bethe, A.: Die Degeneration der markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere unter hauptsächlicher Berücksichtigung des Verhaltens der Primitivfibrillen. (Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der normalen Nervenfasern.) in: Arch. micr. Anat. Bd. 54.
1901. Mühlmann, M.: Weitere Untersuchungen über die Veränderungen der Nervenzellen in verschiedenem Alter. ibid. Bd. 58.
1901. —: Die Veränderungen der Nervenzellen in verschiedenem Alter beim Meerschweinchen. in: Anat. Anz. Bd. 19.
1899. Müller, E.: Studien über Neuroglia. in: Arch. micr. Anat. Bd. 55.
1899. Nelis, Ch.: Un nouveau détail de structure du protoplasme des cellules nerveuses (état spirémateux du protoplasme). in: Bull. Acad. Belge.

1898. Neumann, E.: Nervenmark- und Achsencylindertropfen. in: Arch. Path. Anat. Bd. 152.
1899. —: Zu Gunsten der Achsencylindertropfen. ibid. Bd. 158.
1898. Nissl, Fr.: Nervenzellen und graue Substanz. in: Münch. Med. Wochenschr. Jahrg. 45.
1898. —: Die Hypothese der specifischen Nervenzellenfunction. in: Zeit. Psychiatr. Bd. 54.
1898. Odier, R.: Recherches expérimentales sur les mouvements de la cellule nerveuse de la mœlle épinière. in: Revue Méd. Suisse Rom.
1899. Olmer, D.: Quelques points concernant l'histogénèse de la cellule nerveuse. in: C. R. Soc. Biol. Paris (11). T. 1.
1901. —: Note sur le pigment des cellules nerveuses. ibid. T. 53.
1898. O'Neil, H. M.: Hirn- und Rückenmarkshüllen bei Amphibien. in: Morph. Arb. Schwalbe. Bd. 8.
1898. Paladino, G.: Sur la constitution morphologique du protoplasma des cellules nerveuses dans la mœlle épinière. in: Arch. Ital. Biol, T. 29.
1901. —: Su alcuni punti controversi della struttura intima dei centri nervosi. Monit. Z. Ital. Anno 12.
1898. Pugnat, Ch. A.: De l'importance fonctionelle du corps cellulaire du neurone. in: Revue Neur. Paris.
1898. —: Des modifications histologiques de la cellule nerveuse dans ses divers états fonctionnels. in: Bibliogr. Anat. Paris. T. 6.
1895. Ramon y Cajal, S.: Einige Hypothesen über den anatomischen Mechanismus der Ideenbildung, der Association und der Aufmerksamkeit: in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1897. —: El sistema nervioso del Hombre y de los Vertebrados (etc.). Fasc. 1. Elementos del tejido nervioso. Madrid.
1898. —: idem. Fasc. 2. Médula espinal, ganglios raquiedeos y terminaciones nerviosas.
1898. Renant, J.: Insertion, sous forme de revêtement épithélial continu, des pieds des fibres névrogliques sur la limitante marginale d'un névraxe adulte. in: Compt. Rend. T. 126.
1894. Retzius, G.: Studien über Ependym und Neuroglia. in: Biol. Unters. Retzius (2). Bd. 5.
1898. —: Was ist die Henlesche Scheide der Nervenfasern? in: Anat. Anz. Bd. 15.
1898. —: Zur Kenntnis der ersten Entwicklung der Rückenmarkselemente bei den Säugetieren in: Biol. Unters. Retzius (2). Bd. 8.
1900. —: Weiteres zur Frage von den freien Nervenendigungen und anderen Structurverhältnissen in den Spinalganglien. ibid. Bd. 9.
1898. Rohde, E.: Die Ganglienzelle. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 64.
1899. Ružička, V.: Untersuchungen über die feinere Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. in: Arch. micr. Anat. Bd. 53.
1899. —: Zur Geschichte und Kenntnis der feineren Structur der Nucleolen centraler Nervenzellen. in: Anat. Anz. Bd. 16.
1900. Sala, G.: Beitrag zur Kenntnis der markhaltigen Nervenfasern. ibid. Bd. 18.
1900. Sargent, P. E.: Reissners Fibre in the Canalis Centralis of Vertebrates. ibid. Bd. 17.
1897. Schaper, A.: Die frühesten Differenzierungsvorgänge im Centralnervensystem. Kritische Studie und Versuch einer Geschichte der Entwicklung nervöser Substanz. in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 5.
1899. Scott, F. H.: On the Structure, Micro-Chemistry and Development of Nerve-Cells, with Special Reference to their Nuclein Compounds. in: Trans. Canad. Instit. Vol. 6.
1899. Sjövall, E.: Die Zellstructur einiger Nervenzellen und Methylenblau als Mittel, sie frisch zu untersuchen. in: Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 12.
1901. —: Ueber die Spinalganglienzellen des Igels. ibid. Bd. 18.
1900. Smirnow, A. E.: Zur Kenntnis der Morphologie der sympathischen Ganglienzellen beim Frosche. in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 14.
1901. —: Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglienzellen bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo. in: Arch. micr. Anat. Vol. 59.
1898. Solger, B.: Ueber die Structur der Ganglienzelle, besonders derjenigen des electrischen Lappens von *Torpedo*. in: Verh. Ges. D. Naturf. Aerzte Vers. 69. 2. Teil 2. Hälfte.
1898. Soukhanoff, S.: Contribution à l'étude des modifications que subissent les prolongements dendritiques des cellules nerveuses sous l'influence des narcotiques. in: La Cellule. T. 14.

1896. Spirlas, A.: Zur Kenntnis der Spinalganglien der Säugetiere. in: Anat. Anz. Bd. 11.
1899. Sterzi, G. N.: Die Rückenmarkshüllen der schwanzlosen Amphibien. Beitrag zur Phylogenese der Rückenmarkshüllen. ibid. Bd. 16.
1899. Studnička, F. K.: Ueber das Vorkommen von Canälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzellen und in dem Achsencylinder einiger Nervenfasern der Wirbeltiere. ibid. Bd. 15.
1899. —: Der „Reissner'sche Faden" aus dem Centralcanal des Rückenmarkes und sein Verhalten im Ventriculus (Sinus) terminalis. in: Sitz. Ber. Böhm. Ges. Wiss. Prag. No. 36.
1900. —: Untersuchungen über den Bau des Ependyms der nervösen Centralorgane. in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 15.
1901. —: Beiträge zur Kenntnis der Ganglienzellen. II. Einige Bemerkungen über die feinere Structur der Ganglienzellen aus dem Lobus electricus von *Torpedo marmorata*. in: Sitz. Ber. böhm. Ges. Wiss. Bd. 15.
1897. Thomas, A.: Le faisceau cérébelleux descendant. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 4.
1897. — Sur les fibres d'union de la mœlle avec les autres centres nerveux et principalement sur les faisceaux cérébellenx ascendants. ibid.
1899. Valenza, G. B.: Nuove ricerche sulla genesi degli elementi nervosi e nevroglici e sul loro reciproco rapporto. in: Giorn. Ass. Med. Natural. Napoli Anno 9.
1898. Whitwell, J. R.: On the Structure of the Neuroglia. in: Brit. Med. Journ.
1898. Wlassak, R.: Die Herkunft des Myelins. Ein Beitrag zur Physiologie des nervösen Stützgewebes. in: Arch. Entwickl. Mech. Bd. 6.
1900. Wynn, W. H.: The Minute Structure of the Medullary Sheath of Nerve-Fibres. in: Journ. Anat. Phys. London. Vol. 34.

3. Retina (*Rana*).

1900. Bernard, H. M.: Studies in the Retina: Rods and Cones in the Frog and in some other Amphibia. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 43.
1901. —: Idem. P. II. ibid. Vol. 44.
1895. Birnbacher, ...: Beitrag zum Chemismus der Netzhaut. in: Verh. Ges. D. Naturf. Aerzte. 66. Vers. 2. Teil 2. Hälfte.
1901. Embden, G.: Primitivfibrillenverlauf in der Netzhaut. in: Arch. micr. Anat. Bd. 57.
1894. Greeff, R.: Die Morphologie und Physiologie der Spinnenzellen im Chiasma, Sehnerven und in der Retina. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abt.
1894. —: Die Spinnenzellen (Neurogliazellen) im Sehnerv und in der Retina. in: Arch. Augenheilk. Bd. 29.
1894. —: Die Retina der Wirbeltiere. Nach Arbeiten von S. Ramón y Cajal. Wiesbaden.
1895. Köttgen, E. & Abelsdorff, G.: Die Arten des Sehpurpurs in der Wirbeltierreihe. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin.
1892. Krause, W.: Die Retina. 2. Die Retina der Fische. 3. Die Retina der Amphibien. in: Internation. Monatsschr. Anat. Phys. Bd. 9.
1900. Levi, G.: Osservazioni sullo sviluppo dei coni e bastoncini della retina degli Urodeli. in: Lo Sperimentale Anno 54 fasc. 6 (Extr. in: Monit. Z. Ital. Anno 12 No. 6).
1897. Leydig, F.: Einige Bemerkungen über das Stäbchenrot der Netzhaut. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1899. Manouélian, Y.: Recherches sur l'origine des fibres centrifuges du nerf optique. in: C. R. Soc. Biol. Paris (11). T. 1.
1899. Schaper, A.: Noch einmal zur Structur der Kerne der Stäbchen-Sehzellen der Retina. in: Anat. Anz. Bd. 16.

4. Corti'sches Organ.

1893. Ayers, H.: The Auditory or Hair-cells of the Ear and their Relations to the Auditory Nerve. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 8.
1898. —: On the Membrana basilaris, the Membrana tectoria, and the Nerve Endings in the Human Ear. in: Z. Bull. Boston. Vol. 1.
1886. Baginsky, B.: Zur Entwicklung der Gehörschnecke. in: Arch. micr. Anat. Bd. 28.

1886. Baginsky, B.: Ueber den Ursprung und den centralen Verlauf des Nervus acusticus des Kaninchens. in: Sitz.-Ber. Akad. Berlin, auch in: Arch. Path. Anat. Bd. 105.
1889. Barth, ...: Beitrag zur Anatomie der Schnecke. in: Anat. Anz. Jahrg. 4.
1899. Cannieu, A.: Recherches sur l'appareil terminal de l'acoustique. in: Journ. Anat. Phys. Paris. Année 35.
1894. Coyne, ... & Cannieu, A.: Sur l'insertion de la membrane de Corti. in: Compt. Rend. T. 119.
1894. —: Sur la structure de la membrane de Corti. ibid.
1895. —: Contribution à l'étude de la membrane de Corti. in: Journ. Anat. Phys. Paris 31. Année.
1897. Czinner, H. J. & Hammerschlag, V.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Corti'schen Membran. in: Anz. Akad. Wien Jahrg. 34.
1898. —: Idem. in: Sitz.-Ber. Akad. Wien. Bd. 106.
1894. Dupuis, A.: Die Cortische Membran (etc.). in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 3.
1900. Fürst, C. M.: Haarzellen und Flimmerzellen. in: Anat. Anz. Bd. 18.
1897. Held, H.: Zur Kenntnis der peripheren Gehörleitung. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1900. Joseph, H.: Zur Kenntnis vom feineren Bau der Gehörschnecke. in: Anat. Hefte 1. Abt.
1893. Katz, ..., Histologisches über den Schneckencanal, speciell die Stria vascularis (etc.). in: Verh. 10. Internation. Med. Congr. Bd. 4 Abt. 11.
1901. Kishi, J.: Ueber den Verlauf und die periphere Endigung des Nervus cochleae. in: Arch. micr. Anat. Vol. 59.
1896. Krause, R.: Die Endigungsweise des Nerv. acusticus im Gehörorgan. in: Verh. D. Anat. Ges. 10. Vers.
1893. Lenhossék, M. v.: Die Nervenendigungen im Gehörorgan. in: Verh. D. Anat. Ges. 7. Vers.
1893. —: Die Nervenendigungen in den Maculae und Cristae acusticae. in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 3.
1895. Matte, F.: Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Fasern des Nervus acusticus. in: Arch. Ohrenheilk. Bd. 39.
1892. Niemack, J.: Maculee und Cristae acusticae mit Ehrlich's Methylenblaumethode. in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 2.
1892. Prenant, A.: Recherches sur la paroi externe du limaçon des Mammifères et spécialement sur la Strie vasculaire (etc.). in: Internation. Monatsschr. Anat. Phys. 9. Bd.
1886. Rauber, A.: Ueber den Bau des Gehörlabyrinthes. in: Sitz.-Ber. Nat. Ges. Leipzig. Jahrg. 12.
1884. Retzius, G.: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. 2. Teil. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugetiere. Stockholm.
1893. —: Kleinere Mitteilungen von dem Gebiete des Nervensystems und der Sinnesorgane. in: Biol. Unters. Retzius (2). Bd. 5.
1893. —: Weiteres über die Endigungsweise des Gehörnerven. ibid.
1895. —: Zur Entwicklung der Zellen des Ganglion spirale acustici und zur Endigungsweise des Gehörnerven bei den Säugetieren. ibid. Bd. 6.
1895. —: Die Endigungsweise des Gehörnerven bei den Reptilien. ibid.
1900. —: Zur Kenntnis der Gehörschnecke. ibid. Bd. 9.
1901. Rickenbacher, O.: Untersuchungen über die embryonale membrana tectoria des Meerschweinchens. in: Anat. Hefte Bd. 16 Heft 2.
1895. Tafani, A.: L'organo dell' udito. Nuove indagini anatomische comparate. Firenze.

5. Chorda (Cyclostomen und Amphibienlarven).

1896. Ebner, V. v.: Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 62.
1896. —: Ueber die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. in: Sitz. Ber. Akad. Wien. Bd. 105.
1897. Klaatsch, H.: Ueber die Chorda und die Chordascheiden der Amphibien. in: Verh. Anat. Ges. 11. Vers. p. 82–90.
1881. Retzius, G.: Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda dorsalis. in: Arch. Anat. Phys.
1879. Schneider, A.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin.

1897. Studnička, F. K.: Ueber das Gewebe der Chorda dorsalis und den sog. Chordaknorpel. in: Sitz. Ber. Böhm. Ges. Wiss. Prag Math. Nat. Cl.
1897. —: Ueber das Vorhandensein von intercellularen Verbindungen im Chordagewebe. in: Z. Anz. Bd. 20 p. 286—293.

6. Darm.

(Vergleiche vor allem die Litteraturangaben in v. Ebner (3. Band der Köllikerschen Gewebelehre).)

1901. Arnold, J.: Zur Kenntnis der Granula der Leberzellen. in: Anat. Anz. Vol. 20.
1900. Benda, C.: Weitere Bemerkungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Secretgranulationen nebst kritischen Bemerkungen. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abt.
1896. Braus, H.: Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbeltiere. in: Denkschr. Med. Nat. Ges. Jena. Bd. 5.
1901. Cade, A.: Etude de la constitution histologique normale et de quelques variations fonctionnelles et expérimentelles des éléments sécréteurs des glandes gastriques du fond chez les Mammifères. in: Arch. Anat. Micr. T. 4.
1901. Camus, J. & Gley, E.: Sur la sécrétion pancréatique des chiens à jeun. in: C. R. Soc. Biol. Paris. T. 53.
1899. Carlier, E. W.: Changes that occur in some Cells of the Newts stomach during digestion. in: La Cellule. T. 16.
1900. Choronshitzky, B.: Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. in: Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 13
1899. Diamare, V.: Studii comparativi sulle isole di Langerhans del pancreas. Memoria 1a. in: Internation. Monatsschr. Anat. Phys. Bd. 16.
1899. Dogiel, A. S.: Ueber den Bau der Ganglien in den Geflechten des Darmes und der Gallenblase des Menschen und der Säugetiere. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1898. Flemming, W.: Ueber Cuticularsäume und ihren Bau, und die physiologischen Hypothesen über Fettresorption im Darm. in: Münch. Med. Wochenschr. No. 48.
1901. Fredericq, L.: Sur la perméabilité de la membrane branchiale. in: Bull. Acad. Belg. Cl. Sc.
1900. Garnier, Ch.: Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Du rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion. in: Journ. Anat. Phys. Paris. Année 36.
1901. Giannelli, L.: Sullo sviluppo del pancreas e delle ghiandole intraparietali del tubo digestivo negli Anfibi Urodeli (gen. *Triton* (*Molge*)). in: Monit. Z. Ital. Anno 12.
1900. — & Lunghetti, B.: Ricerche istologiche sull' intestino digestivo degli Anfibi. 1. Nota: Esofago. in: Atti R. Accad. Fisiocrit. Siena (4). Vol. 12.
1901. Grützner, P.: Ueber die Musculatur des Froschmagens. in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 83.
1901. Hári, P.: Ueber das normale Oberflächen-Epithel des Magens und über das Vorkommen von Randsaumepithelien und Becherzellen in der menschlichen Magenschleimhaut. in: Arch. micr. Anat. Bd. 58.
1899. Heidenhain, M.: Ueber die Struktur der Darmepithelien. ibid. Bd. 54.
1900. —: Ueber die erste Entstehung der Schleimpfröpfe beim Oberflächenepithel des Magens. in: Anat. Anz. Bd. 18.
1901. Heinz, R.: Eine einfache Methode zur Darstellung der Gallencapillaren. in: Arch. micr. Anat. Bd. 58.
1901. —: Ueber Phagocytose der Lebergefäss-Endothelien. ibid.
1899. Held, H.: Beobachtungen am tierischen Protoplasma. 1. Drüsengranula und Drüsenprotoplasma. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1900. Helly, K. K.: Zur Entwicklungsgeschichte der Pankreasanlagen und Duodenalpapillen des Menschen. in: Arch. micr. Anat. Bd. 56.
1901. —: Zur Pancreasentwicklung der Säugetiere. ibid. Bd. 57.
1900. Henneberg, B.: Das Bindegewebe in der glatten Musculatur und die sog. Intercellularbrücken. in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 14.
1898. Hofmann, M.: Ueber Eisenresorption und Ausscheidung im menschlichen und tierischen Organismus. in: Arch. Path. Anat. Bd. 151.
1900. Kollmann, J.: Die Entwicklung der Lymphknötchen in dem Blinddarm und

in dem Processus vermiformis. Die Entwicklung der Tonsillen und die Entwicklung der Milz. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1901. Krause, R.: Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen: Ueber die Ausscheidung des indig-schwefelsauren Natrons durch die Glandula submaxillaris. in: Arch. micr. Anat. Vol. 59.
1899. Kupffer, C. v.: Ueber die sog. Sternzellen der Säugetierleber. ibid. Bd. 54.
1899. Laguesse, E.: Origine du zymogène. in: C. R. Soc. Biol. Paris (11). T. 1.
1899. —: Corpuscules paranucléaires (parasomes), filaments basaux et zymogène dans les cellules sécrétantes (pancréas, sousmaxillaire). in: Cinquantenaire Soc. Biol. Paris.
1899. — & Hardiviller, A. de: Bronchioles respiratoires et canaux alvéolaires. in: C. R. Ass. Anat. 1. Sess.
1899. Lenhossék, M. v.: Das Mikrocentrum der glatten Muskelzellen. in: Anat. Anz. Bd. 16.
1900. Linser, P.: Ueber den Bau und die Entwicklung des elastischen Gewebes in der Lunge. in: Anat. Hefte, 1. Abt. Bd. 13.
1901. Lühe, M.: Der Bronchialbaum der Säugetiere. I. Der Verzweigungstypus des Bronchialbaums (monopodisch oder dichotom?). Zusammenfassende Uebersicht. in: Z. Centralbl. Jahrg. 8.
1901. Jourdain, S.: Rôle des canaux péritonéaux. in: Compt. Rend. T. 132.
1899. Maas, O.: Verlauf und Schichtenbau des Darmcanals von *Myxine glutinosa.* in: Festschr. Kupffer Jena.
1901. Mankowski, A.: Ueber die microscopischen Veränderungen des Pankreas nach Unterbindung einzelner Teile und über einige microchemische Besonderheiten der Langerhans'schen Inseln. in: Arch. micr. Anat. 59. 2. Hft.
1900. Mathews, A.: The changes in structure of the pancreas cell. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 15 Suppl.
1901. Maximow, A.: Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen. in: Arch. micr. Anat. Bd. 58.
1899. Mayer, S.: Bemerkungen über die sog. Sternzellen der Leber und die Structur der capillaren Blutgefässe. in: Anat. Anz. Bd. 16.
1901. Maziarsky, St.: Ueber den Bau und die Einteilung der Drüsen. in: Anat. Hefte, 1. Abt. Bd. 18.
1901. Meillère, G. & Loeper: Réparation et dosage du glycogène dans les organes d'animaux. in: C. R. Soc. Biol. Paris. T. 53.
1899. Möller, W.: Anatomische Beiträge zur Frage von der Secretion und Resorption in der Darmschleimhaut. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 66.
1899. Monti, R.: Ricerche anatomo-comparative sulla minuta innervazione degli organi trofici nei Cranioti inferiori. Torino.
1901. Narath, A.: Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. in: Bibl. med. Cassel Abt. A. Anatomie. Hft. 3.
1900. Negri, A.: Ueber die feinere Structur der Zellen mancher Drüsen bei den Säugetieren. in: Verh. Anat. Ges. Vers. 14.
1901. Neuville, H.: Contribution à l'étude de la vascularisation intestinale chez les Cyclostomes et Sélaciens. in: Ann. Sc. Nat. Z. (8). T. 13.
1899. Nicolaides, R.: Ueber den Fettgehalt der Drüsen im Hungerzustande und seine Bedeutung. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abt.
1899. Römer, O.: Zahnhistologische Studie. 1. Teil. Die Kölliker'schen Zahnbeinröhrchen und Tomes'schen Fasern. 2. Teil. Nerven im Zahnbein. Freiburg. (Referat von Keibel in Biol. Centralbl. Bd. 19).
1901. Saint-Hilaire, C.: Ueber die Membrana propria der Speicheldrüsen bei Mollusken und Wirbeltieren. in: Anat. Anz. Bd. 19.
1899. Schaffer, J.: Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen, insbesondere ihrer Verbindung. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 66.
1899. Schmaus, H. & Albrecht, E.: Zur funktionellen Structur der Leberzelle. in: Festschr. Kupffer Jena.
1899. Schreiner, K. E.: Zur Histologie des Darmcanals bei *Myxine glutinosa.* in: Bergens Mus. Aarbog. f. 1898 No. 1.
1895. Schultz, P.: Die glatte Musculatur der Wirbeltiere (mit Ausnahme der Fische). 1. Ihr Bau. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abt.
1900. Schulze, W.: Die Bedeutung der Langerhans'schen Inseln im Pancreas. in: Arch. micr. Anat. Bd. 56.
1899. Smirnow, A. E.: Ueber die Beziehungen zwischen dem Muskel- und dem elastischen Gewebe bei den Wirbeltieren. in: Anat. Anz. Bd. 15.
1899. Stintzing, R.: Zur Structur der Magenschleimhaut. in: Festschr. Kupffer Jena.
1899. Studnička, F. K.: Ueber einige Modificationen des Epithelgewebes (Schmelz-

pulpa der Wirbeltier-Zahnanlage, die Hornzähne der Cyclostomen, die Epidermis von *Ophidium barbatum* etc.). in: Sitz. Ber. Böhm. Ges. Wiss. Prag. No. 14.

1899. Théohari, A.: Existence de filaments basaux dans les cellules principales de la muqueuse gastrique. in: Arch. Anat. Micr. Paris T. 3.

1899. —: Etude sur la structure fine des cellules principales de bordure et pyloriques de l'estomac à l'état de repos et à l'état d'activité sécrétoire. ibid.

1899. Voigt, J.: Beitrag zur Entwicklung der Darmschleimhaut. in: Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 12.

1901. Volker: Beiträge zur Entwicklung des Pankreas bei den Amnioten. in: Arch. micr. Anat. Bd. 59.

1899. Volpino, G.: Sulla struttura del tessuto muscolare liscio. in: Atti Accad. Torino. Vol. 34.

1898. Zimmermann, K. W.: Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. in: Arch. Micr. Anat. Bd. 52.

7. Musculatur.

(Vergleiche vor allem die beiden Heidenhain'schen Referate in: Ergeb. Anat. Entwicklgsgesch. Bd. 8 und 10.)

1898. Arnold, J.: Ueber Structur und Architectur der Zellen. 3. Muskelgewebe. in: Arch. micr. Anat. Bd. 52.

1897. Bardeleben, R. von & Frohse, F.: Ueber die Innervierung der Muskeln, insbesondere an den menschlichen Gliedmaassen. in: Verh. D. Anat. Ges. 11. Vers.

1898. Batten, F. E.: Experimental Observations on the Early Degenerative Changes in the Sensory End Organs of Muscles. in: Proc. R. Soc. London. Vol. 63.

1900. Baum, J.: Beiträge zur Kenntnis der Muskelspindeln. in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 13.

1898. Brachet, A.: Recherches sur le développement du coeur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles (*Triton alpestris*). in: Arch. Anat. Micr. Paris. T. 2.

1900. Bruner, H. L.: On the Heart of Lungless Salamanders. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 16.

1898. Cipollone, L. T.: Nuove ricerche sul fuso neuro-musculare. in: Ricerche Lab. Anat. Roma. Vol. 6.

1901. Crevatin, F.: Ueber Muskelspindeln von Säugetieren. in: Anat. Anz. Bd. 19.

1898. Dogiel, A. S.: Die sensiblen Nervenendigungen im Herzen und in den Blutgefässen der Säugetiere. in: Arch. micr. Anat. Bd. 52.

1898. —: Zur Frage über den feineren Bau der Herzganglien des Menschen und der Säugetiere. ibid. Bd. 53.

1901. —: Die Nervenendigungen im Bauchfell, in den Sehnen, den Muskelspindeln und dem Centrum tendineum des Diaphragmas beim Menschen und bei Säugetieren. in: Arch. micr. Anat. Vol. 59.

1901. Drago, U.: Ricerche comparative ed embriologiche sulle terminazioni motrici periferiche nei Vertebrati. in: Bull. Accad. Med. Roma Anno 26 Fasc. 7/8.

1898. Giacomini, E.: Sulla maniera onde i nervi si terminano nei miocommi e nelle estremità delle fibre muscolari dei miomeri negli Anfibi urodeli. in: Monitore Z. Ital. Anno 9.

1898. Glaser, F.: Haben die Muskelprimitivbündel des Herzens eine Hülle? in: Arch. Path. Anat. Bd. 154.

1900. Godlewski, E.: Ueber die Kernvermehrung in den quergestreiften Muskelfasern der Wirbeltiere. in: Bull. Acad. Cracovie.

1901. —: Ueber die Entwicklung des quergestreiften musculösen Gewebes. in: Anz. Akad. Krakau, Math. Naturwiss. Klasse.

1901. —: Die Entwicklung des Skelet- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. ibid.

1902. Grabower, ...: Ueber Nervenendigungen im menschlichen Muskel. in: Arch. micr. Anat. Bd. 60.

1899. Heidenhain, M.: Structur der contractilen Materie. 1. Structur der quergestreiften Muskelsubstanz. in: Ergeb. Anat. Entwicklgsgesch. Bd. 8: 1898.

1901. —: idem. 2. Histologie des glatten Muskelgewebes und Structur der glatten Muskelzellen. ibid. Bd. 10: 1900.

1901. —: Ueber die Structur des menschlichen Herzmuskels. in: Anat. Anz. Bd. 20.

1898. Hoehl, E.: Ueber das Verhältnis des Bindegewebes zur Muskulatur. ibid. Bd. 14.

1899. Hoyer, H.: Ueber die Structur und Kernverteilung der Herzmuskelzellen. in: Bull. Acad. Cracovie.
1901. —: Ueber die Continuität der contractilen Fibrillen in den Herzmuskeln. in: Anz. Akad. Krakau, Math.-Naturwiss. Klasse.
1898. Huber, C. & De Witt, L. M. A.: The Innervation of Motor Tissues, with especial reference to Nerve-endings in the Sensory Muscle-spindles. in: Rep. 67. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc.
1900. Kölliker, A.: Zur Geschichte der Muskelspindeln. in: Anat. Anz. Bd. 17.
1901. Kostanecki, R.: Ueber die Entwicklung des quergestreiften musculösen Gewebes. in: Anz. Akad. Wiss. Krakau No. 3.
1897. Mac Callum, J. B.: On the Histology and Histogenesis of the Heart Muscle Cells. in: Anat. Anz. Bd. 13.
1898. —: On the Histogenesis of the Striated Muscle Fibres, and the Growth of the Human Sartorius Muscle. in: Bull. J. Hopkin's Hosp. Baltimore Vol. 9.
1899. Meigs, A. V.: The Penetration of the Muscular Fibres of the Human Heart by Capillaries, and the Existence in that Organ of very large Capillaries. in: Journ. Anat. Phys. London Vol. 33.
1898. Minervini, R.: Particolarità di struttura delle cellule muscolari del cuore. in: Anat. Anz. Bd. 15.
1898. Morpurgo, B.: Ueber die postembryonale Entwicklung der quergestreiften Muskeln von weissen Ratten. ibid. Bd. 15.
1898. — & Bindi, F.: Ueber die numerischen Schwankungen der Kerne in den quergestreiften Muskelfasern des Menschen. in: Arch. Path. Anat. Bd. 151.
1899. Motta-Coco, A.: Contributo allo studio della struttura del sarcolemma nelle fibre muscolari striate. in: Monitore Z. Ital. Anno 10.
1900. —: Genesi delle fibre muscolari striate. in: Boll. Soc. Natural. Napoli Vol. 13.
1899. Poloumordwinoff, D.: Recherches sur les terminaisons sensitives dans les muscles striés volontaires. in: Compt. Rend. T. 128.
1896. Ruffini, A.: Sulla fina anatomia dei fusi neuro-musculari del Gatto e sul loro significato fisiologico. in: Monitore Z. Ital. Anno 7.
1897. —: Sopra due speciali modi d'innervazione degli organi muscolo-tendinei di Golgi con riquardo speciale alla struttura del tendinetto dell' organo muscolo-tendineo ed alla maniera di comportarsi delle fibre nervose vasomotorie nel perimisio del Gatto. ibid. Anno 8.
1898. —: Sopra due speciali modi d'innervazione degli organi di Golgi con riquardo speciale alla struttura del tendinetto dell' organo muscolo-tendineo (etc). in: Ricerche Lab. Anat. Roma. Vol. 6.
1898. —: On the Minute Anatomy of the Neuro-muscular Spindles of the Cat, and on their Physiological Significance. in: Journ. Phys. Cambridge Vol. 23.
1900. — & Apathy, S.: Sulle fibrille nervose ultraterminali nelle piastre motrici dell' Uomo. in: Riv. Pat. Nerv. Ment. Firenze Vol. 5.
1900. Rollet, A.: Weitere Bemerkungen über die physiologische Verschiedenheit der Muskeln der Kalt- und Warmblüter. in: Centralbl. Phys. Bd. 14.
1896. Schmidt, V.: Zur Innervation des Herzens. in: Sitz. Ber. Nat. Ges. Dorpat. Bd. 11.
1898. Schwartz, S.: Ueber die Lage der Ganglienzellen im Herzen der Säugetiere (etc.). in: Arch. micr. Anat. Bd. 53.
1900. Sihler, Chr.: Neue Untersuchungen über die Nerven der Muskeln mit besonderer Berücksichtigung umstrittener Fragen. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 68.
1900. —: Die Muskelspindeln. Kerne und Lage der motorischen Nervenendigungen. in: Arch. micr. Anat. Bd. 56.
1900. Smirnow, A. E.: Zur Frage von der Endigung der motorischen Nerven in den Herzmuskeln der Wirbeltiere. in: Anat. Anz. Bd. 18.
1900. Solger, B.: Zur Kenntnis und Beurteilung der Kernreihen im Myocard. ibid.
1901. Sommariva, D.: Contributo allo studio delle terminazioni nervose nei muscoli striati. in: Monit. Z. Ital. Anno 12 No. 12.
1898. Spampani, G.: Contribuzione alla conoscenza delle terminazioni nervose nei muscoli striati dei Mammiferi. ibid. Anno 9.
1899. Tonkoff, W.: Ueber die vielkernigen Zellen des Plattenepithels. in: Anat. Anz. Bd. 16.
1896. Weiss, G. & Dutil, A.: Recherches sur le fuseau neuro-musculaire. in: Arch. Phys. Paris Année 28.
1897. Wikström, D. A.: Ueber die Innervation und den Bau der Myomeren der Rumpfmuskulatur einiger Fische. in: Anat. Anz. Bd. 13.

8. Bindegewebe (mit Einschluss von Knorpel und Knochen).

1901. Falcone, C.: Contributo allo studio del tessuto connetivo embrionale. in: Monit. Z. Ital. Anno 12.
1897. Flemming, W.: Ueber die Entwicklung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugetieren. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1897. —: Ueber den Bau der Bindegewebszellen und Bemerkungen über die Structur der Zellsubstanz im Allgemeinen. in: Zeit. Biol. Bd. 16.
1898. Foà, P.: Contribution à l'étude de l'histologie normale et pathologique de la moelle des os. in: Arch. Ital. Biol. T. 29.
1899. —: Beitrag zum Studium des Knochenmarks. in: Beitr. Path. Anat. Ziegler Bd. 25.
1899. Hansen, Fr. C. C.: Ueber die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. in: Anat. Anz. Bd. 16.
1897. Heidenhain, M.: Ueber die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen sowie über die Centralkörperfrage im Allgemeinen. in: Morph. Arb. Schwalbe. Bd. 7.
1902. Hesse, Fr.: Zur Kenntnis der Granula der Zellen des Knochenmarkes, bez. der Leukocyten. in: Anat. Anz. Bd. 20.
1898. Hirschfeld, H.: Zur Kenntnis der Histogenese der granulierten Knochenmarkzellen. in: Arch. Path. Anat. Bd. 153.
1898. Jolly, J.: Sur la karyokinèse des cellules granuleuses dans la moelle osseuse des Mammifères adultes. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10) T. 5.
1897. Kapsammer, G.: Die periostale Ossification. in: Arch. micr. Anat. Bd. 50.
1898. Knause, W.: Handbuch der Anatomie des Menschen (etc.) unter Mitwirkung von W. His und W. Waldeyer (etc.) bearbeitet. 1. Abt. Osteologie, Syndesmologie, Myologie. Leipzig.
1900. Lafite-Dupont, J.: Remarques sur la substance fondamentale de cartilage des os jeunes de Triton et de Crocodile. in: Soc. Scient. Stat. Z. Arcachon, Trav. d. Labor 1899.
1897. Loisel, G.: Formation et évolution des éléments du tissu élastique. in: Journ. Anat. Phys. Paris Année 33.
1901. Moll, A.: Zur Histiochemie des Knorpels. in: Arch. micr. Anat. Bd. 58.
1902. Morawitz, P.: Zur Kenntnis der Knorpelkapseln und Chondrinballen des hyalinen Knorpels. ibid. Bd. 60.
1901. Ottolenghi, D.: Sui nervi del midollo delle ossa. in: Atti Accad. Torino. Vol. 36.
1899. Pappenheim, A.: Vergleichende Untersuchung über die elementare Zusammensetzung des roten Knochenmarks einiger Säuger (etc.). in: Arch. Path. Anat. Bd. 157.
1899. Petraroja di Vincenzo, L.: Struttura della sostanza fondamentale ossea. in: Boll. Soc. Natural. Napoli. Vol. 12.
1898. Retterer, E.: Note de technique relative au tissu osseux. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 5.
1898. —: Origine et structure des ostéoblastes et du tissu osseux. ibid.
1898. —: De l'ossification enchondrale. ibid.
1898. —: Note technique sur le tissu tendineux. ibid.
1898. —: Développement et structure du tissu tendineux. ibid.
1898. —: Développement et structure du tissu élastique. ibid.
1899. —: Structure et évolution du cartilage transitoire. ibid. (11). T. 1.
1899. Sacerdotti, C.: Sul grasso della cartilagine. in: Atti Accad. Torino. Vol. 34.
1900. —: Ueber das Knorpelfett. in: Arch. Path. Anat. Bd. 159.
1898. Schaffer, J.: Bemerkungen zur Histologie des Knochengewebes. in: Anat. Anz. Bd. 14.
1901. —: Der feinere Bau und die Entwicklung des Schwanzflossenknorpels von *Petromyzon* und *Ammocoetes*. ibid. Bd. 19.
1901. —: Ueber den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. I. Teil. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 70.
1901. —: Grundsubstanz, Intercellularsubstanz und Kittsubstanz. in: Anat. Anz. Bd. 19.
1896. Spuler, A.: Beiträge zur Histiologie und Histiogenese der Binde- und Stützsubstanz. in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 7.
1898. —: Ueber die Verbindungscanälchen der Höhlen der Knochenzellen. in: Anat. Anz. Bd. 14.
1899. —: Beitrag zur Histiogenese des Mesenchyms. in: Verh D. Anat. Ges. Vers. 13.
1898. Triepel, H.: Ueber die elastischen Eigenschaften des elastischen Bindegewebes,

des fibrillären Bindegewebes und der glatten Musculatur. in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 10.
1899. —: Ueber gelbes Bindegewebe. in: Anat. Anz. Bd. 15.
1898. Zachariadès, P.: Du développement de la fibrille conjonctive. in: Compt. Rend. T. 126.
1898. —: Recherches sur le développement du tissu conjonctif. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 5.
1899. —: Sur la structure du faisceau conjonctif. ibid. (11). T. 1.
1901. —: Sur les crêtes et les cannelures des cellules conjonctives. ibid. T. 53.

9. Gefässe und Blutzellen.

1897. Arnold, J.: Die corpusculären Gebilde des Froschblutes und ihr Verhalten bei der Gerinnung. in: Arch. Path. Anat. Bd. 148.
1899. —: Weitere Beobachtungen über „vitale“ Granulafärbung. in: Anat. Anz. Vol. 16.
1900. —: Siderofere Zellen und die „Granulalehre“. ibid. Vol. 17.
1898. Ascoli, M.: Sull ematopoesi nella Lampreda. in: Atti Accad. Torino Vol. 33 und in: Arch. Ital. Biol. T. 30.
1899. —: Ueber die Blutbildung bei der Pricke. in: Arch. micr. Anat. Bd. 53.
1897. Barbieri, N. A.: L'innervation des artères et des capillaires, in: C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 4.
1900. Beard, J.: The Source of Leucocytes and the true Function of the Thymus. in: Anat. Anz. Bd. 18.
1902. Bergh, R. S.: Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefässsystems. ibid. Bd. 20.
1898. Berry, J. M.: A Comparison of the Phagocytic Action of Leucocytes in Amphibia and Mammalia. in: Trans. Amer. Micr. Soc. Vol. 19.
1898. Bethge, E.: Das Blutgefässsystem von *Salamandra maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus* etc. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 63.
1884. Bizzozero, J. & Torre, A. A.: Ueber die Entstehung der roten Blutkörperchen bei den verschiedenen Wirbeltierklassen. in: Virchow's Arch. path. Anat. Bd. 95.
1898. Cousin, G.: Notes biologiques sur l'endothélium vasculaire. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10).
1898. Dekhuyzen, M. C.: Becherförmige rote Blutkörperchen („Chromokrateren“). in: Anat. Anz. Bd. 15.
1899. De Waele, H.: Recherches sur le rôle des globules blancs dans l'absorption chez les Vertébrés. in: Livre Jubil. Ch. van Bambeke Bruxelles.
1897. Dogiel, A. S.: Die Nerven der Lymphgefässe. in: Arch. micr. Anat. Bd. 49.
1898. Ehrlich, P. & Lazarus, A.: Die Anämie. 1. Abt. Normale und pathologische Histologie des Blutes. in: Nothnagel, Spec. Path. u. Ther. Bd. 8 Teil 1 Heft 1.
1898. Engel, C. S.: Weiterer Beitrag zur Entwicklung der Blutkörperchen beim menschlichen Embryo. in: Arch. micr. Anat. Bd. 53.
1899. —: Die Blutkörperchen des Schweins in der ersten Hälfte des embryonalen Lebens. ibid. Bd. 54.
1900. —: Ueber die Entwicklung der roten Blutkörperchen bei den Wirbeltieren mit Demonstration mikroskopischer Präparate. in: XIII. Congr. Internat. Méd. Sect. d'Histol.
1897. Giglio-Tos, E.: L'ematopoesi nella Lampreda. in: Arch. Ital. Biol. T. 27 und in: Atti Accad. Torino. Vol. 32.
1897. —: La struttura e l'evoluzione dei corpuscoli rossi del sangue nei Vertebrati. in: Mem. Accad. Torino. Bd. 47 (Auszug in: Arch. Ital. Biol. Bd. 27).
1898. —: Les thrombocytes des Ichtyopsides et des Sauropsides. in: Arch. Ital. Biol. T. 29.
1897. Hirschfeld, H.: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Leucocyten. in: Arch. Path. Anat. Bd. 149.
1898. Jolly, J.: Sur les mouvements amiboïdes et sur le noyau des cellules éosinophiles. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 5.
1898. —: Recherches sur la valeur morphologique et la signification des différents types de globules blancs. in: Arch. Méd. Expérim. Paris.
1901. —: Sur quelques points de la morphologie des leucocytes. in: C. R. Soc. Biol. Paris. T. 53.
1901. Kytmanoff, K. A.: Ueber die Nervenendigungen in den Lymphgefässen der Säugetiere. in: Anat. Anz. Bd. 19.

1897. Masslow, G.: Einige Bemerkungen zur Morphologie und Entwicklung der Blutelemente. in: Arch. micr. Anat. Bd. 51.
1899. Maximow, A.: Ueber die Structur und Entkernung der roten Blutkörperchen der Säugetiere und über die Herkunft der Blutplättchen. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abt.
1899. Negri, A.: Ueber die Persistenz des Kernes in den roten Blutkörperchen erwachsener Säugetiere. in: Anat. Anz. Bd. 16.
1898. Pappenheim, A.: Abstammung und Entstehung der roten Blutzelle. Eine cytologisch-microscopische Studie. in: Arch. Path. Anat. Bd. 151.
1899. —: Die Lehre von der Kern-Ausstossung der roten Blutzellen in ihrer Vertretung durch C. S. Engel. (Zur Abwehr.) ibid. Bd. 155.
1897. Petrone, A.: L'esistenza del nucleo nell' emasia dei Mammiferi. in: Atti Accad. Gioenia Sc. N. Catania (4). Vol. 11.
1899. —: Il valore reale degli ematoblasti o piastrine del sangue. Ricerche di isotonia e di chimica. in: Boll. Accad. Gioenia Sc. N. Catania Fasc. 60
1901. Poljakoff, P.: Biologie der Zelle. Zur Frage von der Entstehung, dem Bau und der Lebensthätigkeit des Blutes. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1900. Sacerdotti, C.: Erythrocyten und Blutplättchen. in: Anat. Anz. Vol. 17.
1896. Schiefferdecker, P.: Bau der Wandung der Blutgefässe. in: Sitz. Ber. Niederrhein. Ges. Bonn Med. Sect.
1897. —: Die Ernährung der Blutgefässwandung und die Lymphbahnen derselben. ibid.
1901. Schwalbe, E.: Zur Blutplättchenfrage etc. in: Anat. Anz. Bd. 20.
1895. Siedlecki, M.: Ueber die Structur und Kernteilungsvorgänge bei den Leucocyten der Urodelen. in: Bull. Acad. Cracovie.
1899. Tallquist, T. W. & Willebrand, E. A. v.: Zur Morphologie der weissen Blutkörperchen des Hundes und des Kaninchens. in: Skand. Arch. Phys. Bd. 10.
1898. Thomé, R.: Endothelien als Phagocyten (aus den Lymphdrüsen von *Macacus cynomolgus*). in: Arch. micr. Anat. Bd. 52.
1897. Trambusti, A.: D'un caractère différentiel entre leucoblastes et érythroblastes. Observations cytologiques. in: Bull. Acad. Belg. (3). T. 33.
1901. Tschistowitsch, N. & Piwowarow, W.: Die Morphologie des Kaninchenblutes im Fötalzustande und in den ersten Lebenstagen. Arch. micr. Anat. Bd. 57.
1901. Weidenreich, F.: Ueber Blutlymphdrüsen. in: Anat. Anz. Vol. 20.

10. Niere.

(Vergleiche vor allem v. Ebner (3. Bd. von Kölliker's Gewebelehre).)

1899. D'Evant, T.: Studio sull' apparecchio nervoso del rene nell' Uomo e nei Vertebrati. Prima serie di ricerche. Napoli.
1901. Eggeling, H.: Ueber die Deckzellen im Epithel von Ureter und Harnblase. in: Anat. Anz. Bd. 20.
1901. Gerhardt, U.: Zur Entwicklung der bleibenden Niere. in: Arch. micr. Anat. Bd. 57.
1899. Johnston, W. B.: A Reconstruction of a Glomerulus of the Human Kidney. in: Anat. Anz. Bd. 16.
1899. Meves, Fr.: Ueber den Einfluss der Zellteilung auf den Secretionsvorgang, nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve. in: Festschr. Kupffer. Jena.
1901. Smirnow, A. E. von: Ueber die Nervenendigungen in den Nieren der Säugetiere. in: Anat. Anz. Bd. 19.
1900. Stahr, H.: Der Lymphapparat der Nieren. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1899. Théohari, A.: Note sur la structure fine de l'épithélium des tubes contournés du rein. in: C. R. Soc. Biol. Paris (11). T. 1.

11. Hoden (*Salamandra*).

(Vergleiche Litteraturangaben bei Meves 1896 und 1897.)

1898. Beissner, H.: Die Zwischensubstanz des Hodens und ihre Bedeutung. in: Arch. micr. Anat. Bd. 51.
1899. Benda, C.: Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abt.

1900. Heidenhain, M.: Ueber die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Nebst einem Anhang: Orientierungstabelle über die wabigen, fädigen und membranösen Differenzierungen des Zellkörpers. in: Anat. Anz. Bd. 18.
1897. Hermann, F.: Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. in: Arch. micr. Anat. Bd. 50.
1896. Meves, F.: Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. ibid. Bd. 48.
1897. —: Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa* ibid. Bd. 50.
1900. —: Ueber den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. ibid. Vol. 56.
1901. Prowazek, S.: Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese. in: Z. Anz. Bd. 25.
1901. Wilcox, E. V.: Longitudinal and Transverse Divisions of Chromosomes. in: Anat. Anz. Bd. 19.

12. Ovarium (*Mammalia*).

1899. Belloy, G.: Recherches sur l'origine des corps jaunes de l'ovaire chez le Rat et le Cochon d'Inde. in: C. R. Assoc. Anatomist. 1. Sess.
1898. Bouin, P.: Figures caryocinétiques des cellules des corps jaunes de l'ovaire du Cobaye. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 5.
1900. Bühler, A.: Entwicklungsstadien menschlicher Corpora lutea. in: Verh. D. Anat. Ges. Vers. 14.
1898. Clark, J. G.: Ursprung, Wachstum und Ende des Corpus luteum nach Beobachtungen am Ovarium des Schweines und des Menschen. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1900. —: The origin, development and degeneration of the bloodvessels of the human ovary. in: J. Hopkin's Hosp. Rep. Baltimore. Vol. 9.
1899. Doering, H.: Beitrag zur Streitfrage über die Bildung des Corpus luteum. in: Anat. Anz. Bd. 16.
1900. Ebner, V. v.: Ueber das Verhalten der Zona pellucida zum Eie. ibid. Bd. 18.
1899. Flemming, W.: Zur Kenntnis des Ovarialeies. in: Festschr. Kupffer. Jena.
1900. Gurwitsch, A.: Idiozom und Centralkörper im Ovarialeie der Säugetiere. in: Arch. micr. Anat. Bd. 56.
1900. Holmgren, E.: Von den Ovocyten der Katze. in: Anat. Anz. Bd. 18.
1900. Honoré, Ch.: Recherches sur l'ovaire du Lapin. 1, 2 und 3. in: Arch. Biol. T. 16 und 17.
1898. Kölliker, A.: Ueber die Entwicklung der Graaf'schen Follikel. in: Sitz. Ber. Phys. Med. Ges. Würzburg.
1901. Kohlbrugge, J. H. F.: Die Entwicklung des Eies vom Primordialstadium bis zur Befruchtung. in: Arch. micr. Anat. Vol. 58.
1898. Paladino, G.: Sur le type de structure de l'ovaire. in: Arch. Ital. Biol. T. 29.
1901. —: A propos de la question controversée relative à l'essence du corps jaune. ibid. T. 34.
1900. Pandolfini, ... & Ragnott, ...: Sulla distribuzione del tessuto elastico nell'ovajo e nell'ovidutto dei Sauropsidi e dei Mammiferi. in: Ann. Fac. Med. e Mem. Accad. med.-chir. Perugia. Vol. 12. Fasc. 1/2.
1897. Rabl, H.: Die ersten Wachstumserscheinungen in den Eiern von Säugetieren. in: Sitz. Ber. Akad. Wien. Bd. 106. Abt. 3.
1898. —: Beitrag zur Histologie des Eierstockes des Menschen und der Säugetiere etc. in: Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 11.
1899. —: Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel. in: Arch. micr. Anat. Bd. 54.
1901. Regaud, Cl. & Policard, A.: Sécrétion, par les cellules folliculeuses, d'un produit particulier, et accumulation de ce produit dans le Protoplasma de l'ovule chez le Chien. in: C. R. Soc. Biol. Paris. T. 53.
1901. —: Notes histologiques sur l'ovaire des Mammifères. in: C. R. Assoc. Anatomist. 3. Sess.
1896. Sobotta, J.: Ueber die Bildung des Corpus luteum bei der Maus. in: Arch. micr. Anat. Bd. 47.
1897. —: Ueber die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen nebst einigen Bemerkungen über den sprungreifen Follikel und die Richtungsspindeln des Kaninchens. in: Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 8.

1901. Spuler, A.: Ueber die Teilungserscheinungen der Eizellen in degenerierenden Follikeln des Säugerovariums. ibid. Bd. 16.
1898. Stoeckel, W.: Ueber Teilungsvorgänge in Primordialeiern bei einer Erwachsenen. in: Arch. micr. Anat. Bd. 52.
1898. Stratz, C. H.: Der geschlechtsreife Säugetiereierstock. Haag.
1898. Stricht, O. van der, Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la Femme. in: Verh. D. Anat. Ges. 12. Vers.
1898. —: La répartition de la chromatine dans la vésicule germinative de l'oocyte de la Femme. ibid.
1900. Winiwarter, H. v.: Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). in: Arch. Biol. T. 17.

Sachregister.*)

*) Die fettgedruckten Zahlen beziehen sich auf den spez. Teil.



Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.







